Die Tetradenbildung bei Riccia glauca L. und bei Anthoceros levis L. und punctatus L. mit besonderer Berücksichtigung der Membranentstehung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Hohen Philosophischen Fakultät

der

Philipps-Universität zu Marburg (Lahn)

vorgelegt von

Richmut Wentzel

aus Düsseldorf

Marburg-Lahn

1929

Buchdruckerei K. Euker

Als Dissertation angenommen am: 12. Februar 1929.
Referent: Prof. Dr. P. Clausen.
Tag der mündlichen Prüfung: 13. Februar 1929.
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

II. Historisches.

III. Technik.

IV. Die Sporenentwicklung von Riccia glauca L.

1. Sporenmutterzelle.
2. Tetradenteilung.
3. Bildung der Sporenhäute.

V. Die Sporenentwicklung von Anthoceros levis L. und punctatus L.

1. Sporenmutterzelle.
2. Kernteilungen.
3. Bildung der Sporenhäute.

VI. Zusammenfassung.

I. Einleitung.

In den letzten Jahrzehnten ist eine große Anzahl von Arbeiten erschienen, die einem eingehenden Studium der Sporogenese bei Moosen und Farnen gewidmet sind. (Farmer (94): Pallavicinia, Pellia; Davis (99): Anthoceros; Fitting (00): Isoetes, Selaginella; Davis (01): Pellia; Garber (04): Ricciocarpus; Moore (05): Pallavicinia; Lyon (05): Selaginella; Lewis (06): Riccia lutescens und R. crystallina; Humphrey (06): Fossombronia; Durand (08): Marchantia; Wilson (09): Mnium; Meyer (11): Corsinia; Clapp (12): Aneura; Black (13): Riccia Frostii; Meyer (13): Plagiochasma; Graham (13): Preissia; Meyer (14): Corsinia; Mc. Cormick (14): Symphyogyna; Melin (15): Sphagnum; Haupt (21): Reboulia; Blair (26): Reboulia.) Dabei sind meist die Kernteilungsvorgänge in der Sporenmutterzelle in den Mittelpunkt der Untersuchung gerückt, und die Entwicklung der Sporenhäute ist mehr oder weniger kurz behandelt oder weggelassen. Eine Ausnahme bilden die Arbeit von Fitting (00) und diejenige von Lyon (05), die im Anschluß an die erstere entstanden ist und im Gegensatz zu ihr steht. Fitting unterwirft die Sporenhäute von Isoetes und Selaginella einem eingehenden Studium mit Hilfe von Mikrotomschnitten und setzt damit auf veränderter Grundlage die Arbeiten aus dem Ende des vorigen Jahrhunderts fort, die damals, dem Interesse entsprechend, das allgemein der Frage nach dem Bau und dem Wachstum der pflanzlichen Häute zugewandt wurde, zahlreich entstanden. Diese Untersuchungen waren hauptsächlich an lebenden Zellen gemacht worden. Es sind hier vor allem die grundlegenden Arbeiten von Strasburger und Leitgeb, durch die einerseits eine ungeheure Zahl von Tatsachen zusammengestellt, andererseits eine entwicklungsgeschichtliche Deutung der Zellhautstrukturen versucht wurde. Während Leitgeb die Erklärungen der mannigfaltigen Formen auf mechanische Prinzipien gründete und denselben Gedanken für alle Fälle in großartiger Weise durchzuführen wußte, kam Fitting zu anderen Resultaten. Er fand, daß die Zellhäute bei den untersuchten Sporen zum Teil ohne Verbindung mit den Protoplasten wachsen und schloß daraus, daß die Häute als lebend zu betrachten sind und ihnen eigene Gestaltungsfähigkeit zuerkannt werden müsse, ein Gedanke, der seit dem Beginn der botanischen Wissenschaft oft aufgetaucht und wieder verschwunden ist.

Daß zwei so entgegengesetzte Ansichten über eine Frage bestehen können, beweist, daß sie der Lösung fern ist. Heute wird sie

von anderer Seite angefaßt, wobei die Gedanken und Versuche wieder aufgegriffen werden, die u. a. schon von H. v. Mohl um 1840 und von Nägeli mit Hilfe der Polarisation des Lichts gemacht worden sind und sich auf den submikroskopischen Feinbau der Membranen, nicht auf deren mit dem Mikroskop direkt sichtbare Form beziehen. Wie weit man damit in der Deutung der komplizierten Zellhautstrukturen kommt, muß sich noch zeigen.

Hier soll eine möglichst genaue entwicklungsgeschichtliche Schilderung der Sporogenese von Riccia und Anthoceros mit besonderer Berücksichtigung der Sporenhautentwicklung gegeben werden.

Es wurden *Riccia* und *Anthoceros* zum Studium gewählt, obgleich über diese Lebermoose schon einige Literatur besteht, da sie wegen der Größe ihrer Sporen günstige Objekte zur Untersuchung zu sein versprachen.

Während ich mich bezüglich der Ricciaarten, deren Sporen und Entwicklungsweisen bei den verschiedenen Arten nicht sehr voneinander abweichen, auf die eine Art Riccia glauca L. beschränkte, erleichterte bei Anthoceros der Vergleich der beiden in mancher Hinsicht sich verschieden verhaltenden Arten A. levis L. und punctatus L. die Untersuchung.

II. Historisches.

Die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Riccieen gehen auf Bischoff (35) und Lindenberg (36) zurück und erstrecken sich zunächst nur auf die Vegetationsorgane. Die erste genaue Schilderung gab in seinen „Vergleichenden Untersuchungen der höheren Kryptogamen" Hofmeister, von dem auch zum ersten Male die Homologie zwischen der Farnpflanze und dem Moossporogon erkannt wurde, nachdem Hugo v. Mohl schon im Jahre 1833 auf Ähnlichkeiten bei der Tetradenteilung verschiedener Moose und Farne hingewiesen hatte. Kienitz-Gerloff (74) gab eine ausführliche Schilderung der Entstehung der Sporogone, während Strasburger (89) nur die Entwicklung der Sporenhäute untersuchte. Eine vollständige Entwicklungsgeschichte brachte Campbell (05), die aber in dem großen Rahmen seines Handbuches keinen Anspruch auf Ausführlichkeit in der Schilderung der Sporenbildung macht. Nach 1900 erschienen mehrere Arbeiten über einzelne Arten: 1906 eine ausführliche Schilderung der Sporen von Riccia glauca L. von R. Beer und 1913 Untersuchungen über die Morphologie von Riccia Frostii Aust. von Black. Die Lebensgeschichte von Ricciocarpus natans Cord. von Garber (04) geht nicht auf die Einzelheiten der Sporenhautentwicklung ein, ebenfalls nicht die Arbeit von Lewis (06) über Riccia lutescens und Riccia crystallina L.

Über die Sporenentwicklung von Anthoceros levis L. gab schon 1839 Hugo v. Mohl eine Schilderung, die nur hier und da richtig gestellt und in ihren Einzelheiten, besonders den Kernteilungsvorgängen, die an der lebenden Zelle nur unvollkommen beobachtet werden können, näher ausgeführt werden muß. H. v. Mohl entdeckte schon damals die Simultanteilung in der Sporenmutterzelle und arbeitete die wichtigsten allgemeinen Gesichtspunkte in ganz überraschender Weise heraus. Von späteren Forschern wurde der richtige Entwicklungsgang wieder verkannt. Schacht (50) unterschied Chromatophor und Kern nicht voneinander, und auch Hofmeister (67) und Strasburger (76) hielten die Chromatophoren für die Kerne. Eine genaue Schilderung der Entwicklung der Sporenhäute gab Leitgeb (84). Die einzige histologische Arbeit aus neuerer Zeit stammt von Davis aus dem Jahre 1899, in der die Entwicklung bis zur Tetradenteilung der Sporenmutterzelle gegeben wird. Campbell (05) schildert in seinen "Mosses and Ferns" die Teilungen der Eizelle und die Differenzierung des jungen Sporogons in Archespor, Columella und Wand genau, während er die Sporenentwicklung knapp behandelt. Ebenso geht Goebel (15) nicht genauer auf die Sporenentwicklung ein.

III. Technik.

Die Objekte wurden in Marburg und Umgebung gesammelt, *Riccia* zum größten Teil in einem Garten an der Universitätsstraße, dessen Wege damit bewachsen waren. *Anthoceros* fand ich in der Nähe von Caldern in dem Graben der Zufuhrstraße zum Brücker Hof gegenüber dem Grenzstein Brücker Hof—Caldern schon im August mit reifen Sporogonen, die zu einem großen Teil mit Tilletia abscondita infiziert waren. Die meisten untersuchten Pflanzen stammen von frisch gemähten Feldern zwischen Görzhausen und der Marburg—Calderner Straße, wo sie am feuchten Ackerrand mit der stark überwiegenden Blasia pusilla L. zusammen wuchsen.

Die Pflanzen wurden teilweise sofort an der Fundstelle, teilweise nachträglich fixiert. Zwischen beiden Fixierungsarten konnten keine Unterschiede festgestellt werden, falls der Transport in gut schließenden Blechdosen geschah.

An Fixierungsflüssigkeiten wurden angewandt:

Chromsäure-Eisessig:

Chromsäure 1 g,
Eisessig 3 ccm,
Aqua dest. ad 100 ccm.

Juelsche Flüssigkeit:

Alk. 70% ig 100 ccm,
Eisessig 2 ccm,
Zinkchlorid 2 g.

Carnoysches Gemisch I:

Alk. abs. 3 Vol.-Teile,
Eisessig 1 Vol.-Teil.

Carnoysches Gemisch II:

Alk. abs. 6 Vol.-Teile,
Eisessig 1 Vol.-Teil,
Chloroform 3 Vol.-Teile.

Flemmingsches schwächeres Gemisch:

1% ige Chromsäurelösung 180 ccm,
1% ige Osmiumsäure-Lösung 50 ccm,
Eisessig 12 ccm,
Dest. Wasser 185 ccm.

Hermanns Gemisch:

1% ige Platinchloridlösung 15 Vol.-Teile,
1%ige Osmiumsäure-Lösung 6 Vol.-Teile,
Eisessig 1 Vol.-Teil.

vom Rathsches Gemisch:

Pikrinsäure (wäßrige gesättigte Lösung) 100 ccm,
2% ige Osmiumsäure-Lösung 6 ccm,
Eisessig 2 ccm.

Gilsonsches Gemisch:

40% iger Alkohol 125 ccm,
Sublimat 5 g,
Eisessig 22,5 ccm,
Salpetersäure 2,5 ccm.

Für *Riccia* genügten die vier ersten Fixierungsflüssigkeiten vollkommen. Auf die einzelnen Entwicklungsstadien wirkten sie verschieden. Chromsäure-Eisessig wies dabei die größte Anzahl von gut fixierten Stadien auf, war also für das Gesamtbild die beste Fixierung. Die Objekte, die mit den anderen Gemischen fixiert waren, bildeten aber gute und unentbehrliche Ergänzungen.

Bei *Anthoceros* versagten für die jüngeren Entwicklungsstadien bis zum Dickerwerden der sporeneigenen Wände alle oben genannten Flüssigkeiten außer der Flemmingschen Lösung. Chromsäure-Eisessig bewirkte starke Schrumpfung, welche die Beobachtung unmöglich machte. Noch stärkere Abweichungen vom Normalzustand riefen die anderen Mischungen hervor. Wenn die Flemmingsche Lösung auch nicht ganz frei von Schrumpfungswirkung war, so gab sie doch ausgezeichnete Bilder, auch von den außerordentlich kleinen Spindeln der Tetradenteilung.

Zur Überführung des fixierten Materials von Alkohol in Paraffin wurde Xylol benutzt, und zwar genügten 3 Alkoholxylolstufen. Das Material blieb 2—4 Wochen im Paraffinschrank, dasjenige mit reifen Sporen teilweise noch länger, da bei ihm die Durchtränkung mit Paraffin nach 4 Wochen oft noch nicht vollkommen war.

Die Mikrotomschnitte hatten eine Dicke von 5—15 μ, wobei die dünnen Schnitte für reife Sporen mit entwickelten Häuten günstig waren.

Zur Färbung der Schnitte wurde hauptsächlich Heidenhains Hämatoxylin-Eisenalaun-Methode benutzt und mit Eosin in Nelkenöl gegengefärbt. Daneben kam noch Hämalaun nach P. Mayer und das Flemmingsche Dreifarbenverfahren zur Anwendung.

Die Resultate, die an Schnitten gewonnen waren, wurden am lebenden Material geprüft, indem Handschnitte in Wasser oder Hühnereiweiß untersucht wurden. Bei *Anthoceros* ist die Entwicklung der Sporenmutterzellen und Sporen in ihren großen Zügen wegen ihres dürftigen Inhalts recht gut an lebenden Zellen zu beobachten, weniger gut bei *Riccia,* deren Sporenmutterzellen reich an Plasma und Stärke sind.

IV. Die Sporenentwicklung von Riccia glauca L.

1. Sporenmutterzelle.

Meine Untersuchungen über die Sporenentwicklung von *Riccia glauca* gehen von der befruchteten Eizelle aus. Diese umgibt sich nach der Befruchtung mit einer Zellulosemembran und beginnt, ohne einen Ruhezustand durchzumachen, ihre Teilungen, die zu einem kugelähnlichen Zellkörper führen, dem jungen Sporogon, das von der Calyptra umhüllt wird. Von der Schilderung dieser Teilungen soll hier abgesehen werden, da sie schon auf das genaueste bekannt sind. [Hofmeister (51), Kienitz-Gerloff (74), Leitgeb (79), Campbell (05)].

Das zunächst gleichartige Gewebe des Sporogons differenziert sich bald in eine einschichtige Wand und das Archespor, dessen Zellen plasmareicher und größer sind und größere Kerne haben als die Wandzellen. Die Calyptra, die sich eng an die Sporogonwand anschließt, wird schon während der ersten Teilungen der Eizelle zweischichtig. (In Fig. 1: C_1, C_2). Die Zellen der inneren Schicht sind etwa doppelt so lang wie die der äußeren Zellage und zu der Zeit, wo die Teilungen des sporogenen Gewebes im wesentlichen ihren Abschluß gefunden haben, weit ärmer an lebender Substanz (Fig. 1). Die äußere Calyptraschicht C_1 besteht aus kleinen kubischen, chromatophorenreichen Zellen, die dem Wachstum des Sporogons bis zur Reife der Sporen folgen. Sie behalten bis zum Schluß der Entwicklung ihren reichen Inhalt, scheinen also für die Regelung des Stoffaustausches zwischen Gametophyt und Sporogon keine unwesentliche Rolle zu spielen. Die innere Calyptraschicht und die Wand des Sporogons dagegen degenerieren bald und haben ihre Aufgabe erfüllt, wenn durch die letzten Teilungen des sporogenen Gewebes die jungen Sporenmutterzellen herausgebildet sind (Fig. 1). Die Wandzellen besitzen wie die Tapetenzellen häufig zwei Kerne, wodurch ihr Drüsenzellcharakter bestätigt wird.

Analoge Verhältnisse in bezug auf die Entwicklung von Calyptra und Wand liegen bei *Riccia Frostii Aust.* [Black (13)] und *Ricciocarpus natans Cord.* [Garber (04)] vor. Überhaupt stimmt deren Sporenentwicklung im wesentlichen mit der von *Riccia glauca* überein.

Das Archespor besteht aus schätzungsweise 60—80 Zellen, die alle Sporenmutterzellen werden. Garber gibt für *Ricciocarpus natans* etwa 400 an. Als unentwickelte Archesporzellen haben sie ein dichtes Cytoplasma mit kleinen Vacuolen. Die Chromatophoren

sind in den Präparaten nicht zu sehen. Neben Stärke ist auch Öl in den Archesporzellen nachzuweisen. Der Kern ist verhältnismäßig groß und hat einen großen stark färbbaren einheitlichen Nucleolus, um den sich bei den angewandten Fixierungen die übrigen färbbaren Substanzen meist mehr oder weniger dicht zusammenballen, wie es Fig. 2 zeigt. Ein ähnliches Bild gibt Black für *Riccia Frostii.* Beer schildert im Gegensatz dazu, daß der Nucleolus unregelmäßig begrenzt und nicht homogen, sondern aus einer Anzahl kleiner chromatischer Massen oder Körner zusammengesetzt sei. (Beer, (06), S. 277.) Der Umriß des Nucleolus ist allerdings durch das umgebende Chromatin manchmal verdeckt. Meist bleibt aber ein Zwischenraum zwischen Chromatin und Nucleolus frei. In diesem Falle konnte festgestellt werden, daß der Nucleolus glattrandig und homogen ist. Die klarsten Bilder des Sporogons in diesem Entwicklungsstadium gaben Objekte, die mit Juelscher Flüssigkeit fixiert waren.

Den festen Gewebekomplex, den Fig. 1 zeigt, bilden die Sporenmutterzellen nur kurze Zeit. Bald treten die Erscheinungen auf, die schließlich zu einer Isolierung der Sporenmutterzellen voneinander führen. Ihre Membranen, die bisher sehr dünn gewesen sind, werden dick und gallertartig. Die Mittellamellen wachsen in demselben Maße mit, so daß das ganze Sporogon in dieser Zeit stark an Größe zunimmt. Der Protoplast wird in der weichen dicken Gallerthülle abgerundet, wobei das Cytoplasma dichter wird und die Vacuolen verschwinden (Fig. 3). Nachdem das ganze Sporogon sich noch auf das 3—4 fache Volumen, die einzelnen Zellinhalte etwa auf das doppelte vergrößert haben, wird der Zusammenhang der Zellen gelockert, und wenn die Teilungen der Mutterzellen beginnen, sind die Mittellamellen vollkommen aufgelöst.

Die abgerundete Sporenmutterzelle umgibt sich mit einer neuen Membran, die bis zur Tetradenteilung etwas an Dicke zunimmt. Die Gallerte selbst, die sich aus den Sporenmutterzellwänden gebildet hatte, wird anscheinend bei dem letzten schnellen Wachstum von den Mutterzellen resorbiert, und der Sporogonraum wird nun vermutlich von den Nahrungsstoffen erfüllt, die von dem Gametophyten abgegeben werden. Nach Auflösung der Mittellamellen ist in den Präparaten zwischen den Sporenmutterzellen keine färbbare Substanz mehr vorhanden, so daß man annehmen muß, daß der Raum zwischen den Zellen von einer Flüssigkeit erfüllt ist, die durch die Präparation der Objekte entfernt ist. Garber (04) und Lewis (06) geben in ihren Zeichnungen das Nährmaterial als deutlich sichtbare und mit kleinen Teilchen und Körnchen durchsetzte Substanz an, während Beer die den Sporogonraum erfüllende Substanz ebenfalls nicht nachweisen konnte.

Die Wandzellen des Sporogons sind jetzt noch erhalten, sind aber arm an Plasma. Die innere Schicht der Calyptra dagegen ist degeneriert und anscheinend bei den Wachstumsprozessen des

Sporogons resorbiert worden. Gut erhalten zeigt sich die äußere Zellage der Calyptra, die durch fortgesetzte Teilungen dem Wachstum des Sporogons gefolgt ist. Jetzt aber hören diese im allgemeinen auf, und das Sporogon hat seine maximale Größe erreicht. Bei den folgenden wichtigen und schnell verlaufenden Prozessen der Tetradenteilung, des Wachstums der Sporen und ihrer Hautbildung liegen die Sporenmutterzellen nach Auflösung der Mittellamellen frei im Sporogon, umgeben von einer schleimigen Substanz, aus der sie Nahrung aufnehmen dürften. Durch die Vergallertung der Mutterzellmembranen ist um die Zellen ein Medium geschaffen, das eine ungehinderte Entwicklung der Sporen und die beste und schnellste Leitung der Nährstoffe zu ihnen erlaubt.

Die Abrundung und Isolierung der Sporenmutterzellen ist offenbar eine im Pflanzenreich weit verbreitete Erscheinung, die vor der Reduktionsteilung auftritt und mit der gleichmäßigen Aufteilung der Mutterzelle im Zusammenhang stehen mag. Eine solche ist bei einer kugelförmigen Zelle sicher am besten durchführbar.

Die Abrundung und Isolierung der Sporenmutterzellen von *Riccia* ist somit keine Besonderheit. Anders ist es mit der gleichzeitigen schnellen Vergrößerung des Sporogons und den sich daraus ergebenden großen Zwischenräumen zwischen den einzelnen Sporenmutterzellen, die durch die starke Verdickung ihrer Wände zustande kommen. Im allgemeinen findet im Sporogon ein allmähliches Wachstum des Archesporraumes mit dem Größerwerden der Sporenmutterzellen statt, wie es bei der Untersuchung von *Anthoceros* zum Beispiel deutlich hervortritt. Die Vermutung liegt nahe, daß der vorliegende Unterschied in der verschiedenen Ausgestaltung des Sporogons und demzufolge in der Ernährung der Sporenmutterzellen und Sporen begründet ist. Während das Archespor von Anthoceros einen dünnen 1—2 schichtigen Zylinder bildet, der innen an die langen tracheidenartigen Columellazellen grenzt, außen von einem assimilierenden Gewebe umhüllt ist, das Sporogon also eine ziemlich hohe Differenzierung zugunsten der Zahl nach verminderter Sporen zeigt, liegen bei *Riccia* die Sporenmutterzellen in einem kugelförmigen Behälter, durch dessen Wand den fertilen Zellen die Nahrung zufließt. Elateren, die im jungen Zustand zur Stoffleitung dienen, und die bei *Anthoceros* vorhanden sind, fehlen hier. Es erscheint demnach die vorzeitige Vergrößerung des Sporenraums, die eine reichliche Füllung mit Nährmaterial erlaubt, das zuerst die Mutterzellen und nach deren Teilung die Sporen allseitig umgibt, als ein notwendiger und wesentlicher Vorgang in der Entwicklung des einfach gebauten Sporogons.

2. Tetradenteilung.

Während der Abrundung der Sporenmutterzelle gehen Veränderungen in ihrem Kern vor sich, die die folgende Reduktionsteilung einleiten. Für *Corsinia marchantioides Raddi* gibt M e y e r (11, S. 276) an, daß die Reduktionsteilung in den noch nicht abgesonderten

Sporenmutterzellen beginnt und daß in dem festen Gewebekomplex die Mutterzellen erst an ihren Synapsisstadien von den sterilen Zellen zu unterscheiden sind. Meyer bezweifelt die Angaben von Beer (06) und Lewis (06) für *Riccia* und glaubt, daß die von ihnen angegebene Synapsis ein späteres Stadium sei, der Übergang der Synapsis zum Spirem. Nach meinen Beobachtungen zeigen die Sporenmutterzellen in festem Verband keine Anzeichen der Reduktionsteilung, sondern stets das charakteristische Kernbild, das oben geschildert und kaum als Beginn der Teilung anzusehen ist. Im übrigen dürfte es unwesentlich sein, ob die Reduktionsteilung früher oder später eintritt und ob die Differenzierung der Sporenmutterzellen von sterilen Zellen durch die Reduktionsteilung oder durch die charakteristische Abrundung in Erscheinung tritt.

Der Kern ist mit der Sporenmutterzelle während ihrer Isolierung noch gewachsen, wobei der Nucleolus keine Änderung erkennen läßt, sondern dieselbe Größe und Färbbarkeit behält. Den Kern durchziehen feine, aber deutliche Lininfäden, auf die dunkelgefärbte Chromatinkörner verteilt sind (Fig. 4). Ob diese im Zusammenhang sind und einen einzigen Faden bilden, war nicht zu entscheiden. An Fig. 5 kann man sehen, wie sich das Fadenwerk um den Nucleolus zusammengezogen hat, und Fig. 6 würde einer vollendeten Synapsis entsprechen. Größe und Färbbarkeit des Nucleolus sind auch bis jetzt noch gleich geblieben. Eine Änderung zeigt sich aber darin, daß sein Umriß etwas von der Kugelform abweicht und der Beginn des Zerfalls dadurch angedeutet ist.

Verschiedene Forscher haben die Vermutung ausgesprochen, daß die Bildung der Chromosomen im Zusammenhang mit den Funktionen des Nucleolus steht. Beer (06, S. 278) hält es für sehr wahrscheinlich, daß die größere Menge von Chromatin, die das Fadenwerk im Spiremstadium enthalte, aus dem Nucleolus stamme, und zwar aus den chromatischen Körnern, die dieser einschließe. Während Farmer (95, S. 472) die Frage noch offen läßt, spricht Blair (26, S. 385, 386) in einer Arbeit über *Reboulia hemisphaerica Raddi* direkt von einer Chromatin-Speicher-Funktion des Nucleolus. *Corsinia marchantioides Raddi* hat nach Meyer (11, S. 277) keinen Nucleolus, sondern vier bis fünf stark gefärbte Chromatinkörnchen im Ruhestadium, die während des Synapsis- und des Spirem-Stadiums immer blasser werden und schließlich verschwinden. Ich habe bei *Riccia glauca* nur beobachten können, daß der Nucleolus zur Zeit der Synapsis, also beim Erscheinen der Chromatinkörner im Lininnetz, aus denen sich offenbar die Chromosomen bilden, keine wesentliche Änderung in Größe und Färbbarkeit zeigt. Wilson (09, S. 149) schreibt im selben Sinne von *Mnium hornum L.*, daß während der Synapsis der Nucleolus noch keine Verminderung in der Färbbarkeit erkennen lasse und daß keine Annäherung und kein Zusammenhang zwischen Nucleolus und Netzwerk zu beobachten sei.

Die Kernspindel ist im Gegensatz zu der ausgesprochenen Polarität der Spindel, die Black (13) für *Riccia Frostii Aust.* angibt, kurz

und breit (Fig. 7, 9) und spitzt sich erst in der Anaphase zu, wenn die Chromosomen zu den Polen gewandert sind. Wie man schon aus der Form der Spindel vermuten kann, sind keine Centrosphären und Centrosomen vorhanden. Die Chromosomen sind sehr klein und erscheinen als rundliche, unregelmäßige Flecken. Figur 8 zeigt die Polansicht einer Anaphase mit 8 Chromosomen. In den seitlichen Ansichten der Spindeln sind bei einer Einstellung des Mikroskops 3—5 Chromosomenpaare zu sehen (Fig. 7, 9). Zur Zeit der Entstehung der Tochterkerne bildet sich in der Spindel eine Zellplatte, wobei die Spindelfasern zwischen den Kernen noch eine Zeitlang erhalten bleiben (Fig. 10). Wenn die Kerne aber ihre normale Größe erreicht und sich Nucleoli in ihnen gebildet haben, sind Spindel und Wand bereits wieder verschwunden (Fig. 11). Eine schwache Andeutung der Wand ist noch in der Telophase der zweiten Teilung vorhanden (Fig. 14). Bei *Sphagnum squarrosum Pers.* [Melin (5)] ist dieser Vorgang derselbe. Beer (06, S. 279) gibt für *Riccia glauca* im Gegensatz dazu an, daß sich in der Telophase der zweiten Teilung die Scheidewand der ersten Teilung zu einer Membran entwickelt habe, welche die Peripherie der Zelle fast oder ganz erreiche. Nach Meyer (11) bleibt bei *Corsinia marchantioides* die schmale Wand der ersten Spindel erhalten.

Die zweite Kernteilung in der Sporenmutterzelle erfolgt schnell hinter der ersten und in beiden Tochterkernen gleichzeitig. Die Enkelkerne rücken auseinander, in der Art, daß die Achsen der beiden neuen Spindeln parallel zu der Scheidewand der ersten Spindel und meist senkrecht oder fast senkrecht, selten parallel zueinander gerichtet sind (Fig. 12, 13, 14). Die Spindeln sind denen der ersten Kernteilung in Größe und Form fast gleich. Die Einzelheiten der zweiten Kernteilung wurden nicht näher verfolgt, da sie wegen der Kleinheit der Chromosomen und des schnellen Verlaufs der Teilung nicht ohne besonders darauf eingestellte Untersuchungen zu erkennen sind und nicht in den Rahmen dieser Arbeit fallen.

Wenn die Achsen der beiden Spindeln senkrecht zueinander stehen, bilden die vier resultierenden Kerne die Eckpunkte eines Tetraeders (Fig. 17a). Während die vier Enkelkerne im Entstehen sind, treten zu den beiden Spindeln der Kernteilungsfiguren noch vier neue in der Weise hinzu, daß die vier Kerne die Pole von je drei Spindeln sind und jeder mit den drei anderen durch Spindeln verbunden ist. In jeder Spindel wird eine zu ihr senkrechte Membran gebildet. Im ganzen entstehen also sechs, die über die Spindelbreite hinauswachsen und schließlich in der Mitte zusammentreffen und außen an die Mutterzellwand grenzen (Fig. 15, 16, 17a).

Außer dieser für die meisten Moose und viele Farne charakteristischen Teilung der Sporenmutterzelle, die auch für *Riccia glauca* die normale ist, wurde bei ihr hin und wieder auch eine andere Teilungsart beobachtet, die offenbar dem Fall der parallelen Spindeln bei der zweiten Kernteilung entspricht. Die vier Kerne liegen

hier in einer Ebene oder fast in einer Ebene und werden nur durch fünf Spindeln miteinander verbunden. Es entstehen also auch nur fünf Trennungswände, wodurch eine Aufteilung der Mutterzelle zustande kommt, wie sie Fig. 17 b zeigt. Diese Art der Teilung ist typisch für *Fegatella conica Cord.* Die vier Kerne bilden hier also die Eckpunkte eines Rhombus, das eine bestimmte Form hat. Da nämlich die Spindeln ungefähr die gleiche Länge haben, muß das Rhombus so gestaltet sein, daß es durch die diagonale Spindel in zwei gleichseitige Dreiecke zerlegt wird. Nähert sich das Rhombus einem Quadrat, wird also die diagonale Entfernung zweier Kerne größer als die Spindellänge, kommt offenbar die Viertelapfelform zustande, indem nur vier Spindeln und vier Scheidewände entwickelt werden (Fig. 17 c). Diese Sporenform habe ich bei *Riccia glauca* nur selten gesehen. An diesen Beispielen erkennt man, daß durch geringfügige Verschiedenheiten in der Spindellage eine bedeutende Formenmannigfaltigkeit der Sporen entstehen kann.

Als abnorme Teilung ist wohl der Fall zu betrachten, wo die Sporenmutterzelle nur in drei Sporen geteilt wird. Es ist hier augenscheinlich die zweite Teilung eines der beiden aus der heterotypischen Teilung stammenden Tochterkerne fortgefallen.

3. Bildung der Sporenhäute.

Da die tetraedrische Teilung der Sporenmutterzelle von *R. glauca* vorwiegt, die Sporen daher meist die Form einer flachen dreiseitigen Pyramide mit gewölbter Außenfläche haben, erscheinen die Bezeichnungen für die einzelnen Teile der Spore, die an die Pyramidenform anknüpfen, am zweckmäßigsten. Die Ausdrücke Basalfläche, Seitenflächen, Spitze und Kanten der Spore sind dann ohne weiteres verständlich.

Die Bildung der Sporenhäute wird damit eingeleitet, daß zunächst auf die Trennungswände der Sporen und die Mutterzellwände, die in der Literatur den Namen Spezialmutterzellwände führen, Verdickungsschichten aufgelagert werden. Ihr Verhalten scheint die Entwicklung der Sporenhäute zu beeinflussen und ihre Struktur in gewissem Grade zu bestimmen. Sie bekommen nämlich, indem sie bald stark an Volumen zunehmen, auf der den Protoplasten zugekehrten Seite die charakteristische Oberfläche, die Fig. 19 zeigt, und bedingen dadurch die Art der Anlage der Sporenhäute. Die Form der Innenfläche der gallertigen Verdickungsschicht kann man sich etwa durch folgenden Vorgang entstanden denken. Die Spezialmutterzellwände wachsen nicht in demselben Maße, wie die ihnen aufgelagerte Gallerte an Volumen zunimmt. Diese muß daher nach innen zu Wülste erhalten (Fig. 19). Es kommen dadurch die Mulden zustande, zwischen denen sich im Schnitt die Zacken erheben. Die wulstige Innenfläche stellt das Negativ für die erste sich bildende Sporenhaut dar, die die äußerste bleibt. Sie ist in ihrer ersten Anlage eine feine, homogene, durchsichtig helle Membran. Von außen

wird sie von der Gallertschicht begrenzt, innen schmiegt sich das Cytoplasma dicht an. Es wird jedoch bald durch eine dünne, gallertige, mit Eosin rot sich färbende Schicht abgedrängt, die längs der Schnittkanten der Seitenflächen mit den Basalflächen eine beträchtliche Dicke erhält und hier eine deutlich hervortretende Ringzone um die Spore bildet. Diese kann man sich auf zwei Arten entstanden denken. Entweder ist die Gallerte an dieser Stelle in höherem Grade quellbar, oder sie ist hier besonders stark ausgebildet, was ich für wahrscheinlicher halte. Die Ringzone ist jedoch an einer Spore nicht gleichmäßig dick, sondern stellenweise mehr oder weniger tief eingeschnürt, da die Gallerte innerhalb des Ringes nicht überall dieselbe Dicke hat und teilweise ebenso dünn ist wie an der übrigen Sporenhautfläche. Auch an dieser ist ein geringer Dickenunterschied zu bemerken, indem die Gallerte in den Spitzen der Mulden am stärksten entwickelt ist (a in Fig. 27 a). Die Mulden des Cytoplasmas, das auf die Gallerte zum Innern der Spore hin folgt, werden durch die verschiedene Dicke der Gallerte etwas flacher als die Membranenmulden. Die später im Anschluß an das Cytoplasma innen angelegten Sporenhäute weichen längs der Ringzone, deren Dicke entsprechend, mehr oder weniger stark von der äußeren Membran ab. Dadurch, daß bei der Reife der Sporen die Gallerte resorbiert wird, entsteht innerhalb der Sporenhäute ein Hohlraum, den man den „Saum" der Spore nennt. (In den Fig. als Sm bezeichnet.)

Die Gallerte des Saums ist derjenigen der Verdickungsschicht der Spezialmutterzellmembranen ähnlich, nur dichter als diese und färbt sich dunkler (Fig. 20). Leitgeb meint, daß diese Substanz innerhalb des Saums mit der Verdickungsschicht der Spezialmutterzellwände im Zusammenhang steht und stützt seine Annahme auf die Beobachtung, daß die äußere Sporenhaut am Saum später gebildet und die innere Haut von der von außen eindringenden Substanz konkav eingedrückt werde, was sie zunächst nicht sei und wodurch der Saum entstehe. Doch wird nach meinen Beobachtungen die äußere Haut überall gleichmäßig in Anlehnung an den Protoplasten gebildet. Dann erst tritt der Saum durch Ansammlung der Gallerte zwischen Haut und Protoplast auf. Schließlich werden die inneren Hautschichten angelegt, die also, dem Verlauf des Cytoplasmas entsprechend schon bei ihrer Bildung längs der Gallertzone konkav sind. Abgesehen davon, daß durch diese Beobachtungen Leitgebs Ansicht nicht bestärkt wird, erscheint es auch nicht notwendig, die Substanz des Saums auf eine andere zurückzuführen und es hindert nichts, anzunehmen, daß sie vom Protoplasten neu gebildet wird.

In der Frage nach dem Ursprung der äußeren Sporenhaut stehen sich die beiden Anschauungen Leitgebs und Strasburgers gegenüber, wonach sie einerseits durch Metamorphose aus Teilen der Verdickungsschicht der Spezialmutterzellmembranen entsteht, andererseits eine Bildung des Sporenprotoplasten ist. Leitgebs Annahme (84, S. 45, 74) stützt sich hauptsächlich auf die Beobachtung, daß sich bei Anwendung von Quellungsmitteln die Sporenhaut,

von ihm Perine genannt, mit der Spezialmutterzellmembran, untrennbar mit ihr verbunden, von dem Protoplasten abhebt. Die Metamorphose beginnt nach Leitgeb damit, daß zunächst einzelne Partien der Spezialmutterzellmembran verdichtet und cutinisiert werden und daß erst später eine kontinuierliche Haut entsteht, während schon vorher die von ihm Exine benannte innere Sporenhaut angelegt werde. Doch wird nach meinen Untersuchungen immer zuerst die Haut gebildet, die bis zum Schluß der Entwicklung die äußerste bleibt und leicht daran zu erkennen ist, daß sie den Gallertsaum umschließt. Wenn sie in Erscheinung trat, erschien sie als lückenlose, kontinuierliche Haut. Da nun weiter die feste Verbindung der Haut mit der Spezialmutterzellwand nicht unbedingt ihre Entstehung aus dieser aussagt, erscheint der Beweis Leitgebs nicht zwingend. Nach Strasburger ist die Sporenhaut bei ihrer Entstehung nicht überall in enger Berührung mit der äußeren Umhüllung, was seine Annahme beweisen würde, aber sicher nicht einwandfrei festgestellt werden kann und aus meinen Untersuchungen nicht gefolgert werden konnte. Die Frage nach der Herkunft der Sporenhaut ist insofern von Bedeutung, als sie bei einer Entstehungsart, wie sie Leitgeb annimmt, ohne Zusammenhang mit dem Protoplasten gebildet würde. Doch scheint ein experimenteller Beweis hier nicht möglich zu sein, weil die Entwicklung nicht Schritt für Schritt verfolgt werden kann.

Nach meinen Untersuchungen ist vor Erscheinen einer Sporenhaut die Grenze zwischen Protoplast und Spezialmutterzellwand durch eine deutliche, dunkel gefärbte Ansammlung von Cytoplasma gekennzeichnet, an das sich die darauf sichtbar werdende Membran vollkommen anschmiegt, und man erhält den Eindruck, daß die Membran als eine Ausscheidung oder Umbildung des Protoplasten angelegt wird. Da nun diese Sporenhaut, die bis zum Schluß der Entwicklung die äußerste bleibt, mit der inneren Haut bei der Reife der Sporen in natürlichem Zustand stets im festen Verband ist, so neige ich zu Strasburgers Ansicht und schließe mich dementsprechend seiner Bezeichnungsweise an, wonach er die beiden äußeren cutinisierten Sporenhäute äußere und innere Schicht des Exospors (Exine) nennt.

Nachdem durch die Ausbildung der Gallertzone der Saum festgelegt ist, bildet sich im Cytoplasma ein körniger Rand längs der Gallertschicht (Fig. 20). Wenn die Tetrade ungefähr ihre maximale Größe erreicht hat, erscheint an der Stelle des dunklen Plasmarandes eine helle, feingewellte Lamelle, die erste Anlage des inneren Exospors, das also infolge seiner Entstehung dieselbe Muldenstruktur hat wie das äußere Exospor. (Fig. 21, 27 a.) Auf ihrer Innenfläche zeigt sich bald darauf gegen das Plasma eine Zone, die bei solchen Objekten, die mit einer Alkohol - Chloroform - Eisessigmischung fixiert sind, schwarz erscheint (Fig. 22). Die Dicke der Membran beträgt jetzt an Stellen, wo ihre Teile fest verbunden sind, zusammen etwa 2 μ. Nachdem die gewellten Membranen noch dicker

geworden sind, die Gesamtdicke der Membranen etwa auf 3,3 μ angewachsen ist, wobei die Wellung undeutlicher wird, erscheint die Wand verdoppelt, indem zwei gleichartige Schichten durch die dunkle Zone getrennt sind (Fig. 23, 27 b). Sie sind beide weißlich, etwas dunkel gefärbt durch Hämatoxylin wie auch das äußere Exospor. Diese beiden anfangs gleichartigen Schichten durchlaufen aber eine verschiedene Entwicklung und sind bald durch Differenzierung der älteren Schicht deutlich unterschieden. Die jüngere Membran, die bis zur Reife der Spore die innerste bleibt, wird nach innen von einem zweiten stark gefärbten Rand (c i. Fig. 27 b) umsäumt, der zunächst nur schwach angedeutet ist, aber während der Ausbildung und des Wachstums des Exospors stark ausgeprägt und offenbar anderer Art ist als der äußere Rand. Er begrenzt die Sporenwand in ganz charakteristischer Weise, indem er an der Basalfläche den Ausbuchtungen der großen Mulden folgt und in deren Spitzen und Kanten besonders stark wird, während er diese auf den Seitenflächen abrundet und sie in einer welligen Kontur umgibt (Fig. 24).

Bis zur Reife der Spore erfährt die innerste Sporenwand mit ihrer dunklen Berandung keine wesentliche Änderung. Sie bleibt gleich an Dicke und Färbbarkeit und ist nach außen und innen durch die beiden dunklen Zonen begrenzt. Das, was sich einzig ändert, ist die größere oder geringere Ausbildung der stark färbbaren Substanz der inneren Zone, welche die angrenzende Membran zeitweise in den Kanten der Mulden ganz durchsetzt. Auf diese Weise ist die innere Sporenhaut, vor allem infolge ihrer charakteristischen Berandung, durch alle Entwicklungsstufen der Spore gut zu verfolgen und erscheint bei der Reife als uncutinisierte innerste Membran, die als homogene Zellulosewand mit glatter Innenkontur als Endospor anzusehen ist und sich scharf von dem gebräunten Exospor abhebt.

Beer (06, S. 285) gibt an, daß das Endospor verhältnismäßig spät in der Entwicklung der Spore gebildet wird, und es ist nicht ersichtlich, ob meine Beobachtungen mit seinen übereinstimmen.

Die frühe Anlage des Endospors läßt nun eine Deutung der beiden dunklen Zonen zu. Nach der Bildung des Endospors findet noch ein erhebliches Dickenwachstum des Exospors statt. An dem inneren Exospor, das bis jetzt soweit erkennbar aus einer Schicht bestand, sind mehrere fein gewellte Lamellen zu unterscheiden, die dicht ineinandergefügt sind (Fig. 24) und allmählich an Zahl zunehmen. Die entsprechende Dickenzunahme des inneren Exospors beträgt etwa 0,5 μ dabei. Da das äußere Exospor und das Endospor inzwischen nicht gewachsen sind, steigt die Gesamtdicke etwa auf 3,8 μ. Es handelt sich hier offenbar um ein Wachstum durch Auflagerung von Lamellen, wobei natürlich nicht jede Wachstumslamelle im Mikroskop sichtbar sein muß. Die verwendeten Stoffe müssen dabei entweder von außen durch das äußere Exospor oder von innen durch das Endospor diffundieren. Da die Auflagerung der

Lamellen von innen her erfolgt, ist es nicht wahrscheinlich, daß die Stoffe von außen kommen. Vielmehr ist es einleuchtender, anzunehmen, daß die Nährstoffe vom Protoplasten stammen, durch das Endospor wandern und zwischen diesem und dem Exospor zu neuen Membranlamellen umgesetzt werden. Die dunkle Zone zwischen Endospor und Exospor, die den Farbton der anfangs weißlich-bräunlichen Sporenhäute ins Braune hinein vertieft hat, könnte daher die Stelle sein, von der die Bildung der Lamellen des inneren Exospors ausgeht. Diese Annahme wird durch die Tatsache bestärkt, daß diese Zwischenzone verschwindet, wenn die Bräunung der Häute beginnt und die Bildung der neuen Lamellen, das Dickenwachstum, aufgehört hat [Fig. 27 c: (b)]. Die gegen den Protoplasten abschließende Zone verschwindet erst bei der vollen Reife der Spore, spielt also wohl auch bei der Cutinisierung des Exospors eine Rolle. Sie wird bei Fixierung mit Chromsäureeisessig durch Hämatoxylin stark blau gefärbt und ist von anderem Charakter als die Schicht zwischen Endospor und Exospor. Da sie bei der reifen Spore nicht mehr zu beobachten ist, möchte ich sie für eine Substanzansammlung am Rand des Endospors halten, die vom Protoplasten ausgeschieden und zum Aufbau und zur Umwandlung des Exospors verwendet wird. Da diese Prozesse innerhalb kurzer Zeit vor sich gehen, könnte der Vorgang der Diffussion dadurch beschleunigt werden, daß in den Kanten und Spitzen der Mulden, in die die Ausscheidungen des Protoplasten am stärksten zu erfolgen scheinen, ein schnelleres „Überströmen" stattfindet, wodurch Bilder, wie sie die Figuren 24 und 25 zeigen, erklärt werden. An der Basalfläche der Spore sind die dunklen Teile, die das Endospor durchsetzen, größer, und es scheinen hier die Substanzen der beiden Zonen nahezu in Berührung zu kommen.

Von Beers Beschreibung der Entwicklung der Sporenhäute weichen meine Beobachtungen ab. Nach Beer (06, S. 283) ist die zweite Sporenhaut oder die innere Schicht des Exospors zuerst vollkommen homogen und wird, nachdem sie beträchtlich dicker geworden ist, durch eine dunkle Linie in einen inneren und äußeren Teil geschieden. Wie ich aber feststellen konnte und oben geschildert habe, wird nicht eine einheitliche Membran durch eine dunkle Linie in zwei Teile geschieden, sondern die Membran 2, die dunkle Zone b und die Membran 3 werden nacheinander gebildet, wie es die schematische Figur 27 b andeutet. Beer schreibt weiter, die dunkle Linie — in meiner Figur b entsprechend — wachse mit dem Alter der Spore in die Dicke, bis sie nicht selten eine deutlich hervortretende Schicht bilde, die sich mit Hämatoxylin intensiv schwarz färbe. Dieser Angabe und der ihr zugehörigen Figur 26 Beers würde von den von mir beobachteten Entwicklungsstadien keines gegenüberzustellen sein. Beer nimmt an, daß diese Schicht nur ein Raum zwischen zwei Schichten von Lamellen ist, der von irgend einer dunkel gefärbten Substanz erfüllt sei. Manchmal sei die Spore viel älter und die zweite Sporenwand schon sehr dick geworden, bevor irgendwelche Anzeichen dieser Schicht da wären. Ferner liege sie

bald näher bald weiter entfernt von der äußeren Peripherie der Sporenwand. Während letztere Aussagen in dieser Form keine klare Vorstellung von der Entwicklung der Sporenhäute geben, werden sie unmittelbar verständlich, wenn man die oben ausgesprochene Annahme macht, daß von der Zone b die Bildung der Membran *2* ausgeht. Es ist dann klar, daß bei der älteren Spore, deren zweite Sporenhaut schon sehr dick geworden ist, die Zone b nicht mehr vorhanden ist, da Membran *2* (Fig. 27 b) nicht mehr in die Dicke wächst. Weiterhin ist es dann einleuchtend, daß b mit zunehmendem Wachstum der Membran *2* mehr und mehr von der Peripherie der Sporenwand abrückt (Fig. *22—25*), in den Schnitten also verschiedene Lagen zu haben scheint. Wenn nun Beer dazu erwähnt, daß bei älteren Sporen ein ähnliches aber schmäleres Band zwischen der inneren Begrenzung der zweiten Sporenwand und dem Endospor gesehen werde, so fügt sich diese Beobachtung wieder nicht leicht in Beers Schilderung, während sie eine Bestätigung meiner Auffassung ist. Danach würde dieses schmale Band zwischen Endospor und der zweiten Sporenwand identisch sein mit der von ihm beschriebenen dunklen Linie, welche die zunächst einheitliche zweite Sporenwand in einen äußeren und inneren Teil scheidet. Es würde ferner das von ihm an älteren Sporen beobachtete Endospor identisch sein mit der von ihm als innerer Teil der zweiten Sporenwand betrachteten Membran und dem von mir angesehenen Endospor. Dieser Schluß wird durch eine Anmerkung Beers noch bestärkt, wonach dieser innere Teil der zweiten Sporenwand Zellulosereaktionen gebe, also ein charakteristisches Merkmal des Endospors zeigt.

Während der Verdickung des inneren Exospors durch Auflagerung von Lamellen erfährt das äußere homogene Exospor ebenfalls ein langsames, stetiges Dickenwachstum, bis die Dicke des gesamten Exospors mit dem Endospor bis auf ungefähr 5,5 μ steigt (Fig. *26*, *27* d). Beide Schichten haben bei der reifen Spore ungefähr die gleiche Dicke. Flächenwachstum findet an den Sporenhäuten nur in geringem Grade statt, und zwar hauptsächlich an dem zuerst angelegten äußeren Exospor. Seine Mulden, die durch die netzförmige Faltung der Haut gebildet werden, nehmen bis zur vollen Größe der Tetrade an Größe und Tiefe zu, so daß sich die Membranflächen der einzelnen Mulden vergrößert haben müssen. Dieses letzte Flächenwachstum geht vor und während der Anlage des inneren Exospors vor sich. Seine weiteren Lamellen, die der ersten dicht angelagert werden, erfahren in ihrer charakteristischen welligen Form keine Veränderungen mehr, da nun die Größe der Sporen konstant bleibt. Die Verdickungsschicht der Spezialmutterzellwände ist nach beendetem Flächenwachstum verschwunden und ist wohl zum Aufbau der Membran mit verwendet worden. Die Spezialmutterzellwände dagegen selbst, die dem Wachstum der Tetrade folgen, sind noch lange Zeit erhalten und werden erst kurz vor der Reife aufgelöst.

Nach vollendetem Dickenwachstum der Sporenhäute beginnt ihre stärkere Cutinisierung und Bräunung, die von innen nach außen allmählich fortschreitet. Zuerst ist das ganze Exospor weißlich, stark lichtbrechend, dann hellgelb, bis es über goldgelb mit zunehmender Cutinisierung dunkelbraun wird. Die einzelnen Lamellen des inneren Exospors sind dann fest aufeinander geschichtet, so daß sie wie eine einheitliche Masse wirken, deren einzelne Bestandteile nicht mehr deutlich zu unterscheiden sind, woraus es zu verstehen ist, daß Leitgeb (84, S. 39) das innere Exospor als homogen und durchaus strukturlos bezeichnet. Der äußere Teil des Exospors erscheint manchmal bei der reifen Spore nicht mehr homogen, was bei nachträglicher Einlagerung von Substanz beim Dickenwachstum und bei dem Cutinisierungsvorgang verständlich ist. Beide Schichten des Exospors sind fest ineinander gefügt, so daß die Oberfläche der inneren Schicht dieselbe Struktur hat wie die äußere, wenn auch ihre Mulden naturgemäß flacher sind und die Spitzen der Mulden beider Schichten sich nicht berühren (Fig. 24—26). Leitgeb (84, S. 39) schreibt im Gegensatz dazu, daß bei den Sporen von *Riccia* die äußere Haut über der Dorsalfläche (Basalfläche) immer vollkommen von den inneren Häuten getrennt und mehr oder weniger blasenförmig abgehoben sei, was ich nur ausnahmsweise beobachten konnte.

Die Falten des Exospors bilden auf der Oberfläche der Spore meist ein vollkommenes Netzwerk, wobei die Schnittpunkte der Kanten der einzelnen Felder zu stumpfen Vorsprüngen verdickt sind. Es kommt auch vor, daß das Netzwerk nicht geschlossen ist und die Exosporleisten als unregelmäßige Streifen die Spore überziehen. Ein Unterschied zwischen den Sporen von *Riccia glauca* und *Riccia sorocarpa* besteht in der verschiedenen Größe und Anzahl der Felder und der Größe des Saums. Die kleineren Sporen von *R. sorocarpa* haben kleinere und mehr Felder. Die Sporen von *R. glauca* besitzen einen Durchmesser von etwa 70—90 μ und führen darauf 7—8 Felder. Der Saum von *R. sorocarpa* ist größer und tritt klarer hervor als bei *R. glauca.*

Bei der Reife rundet sich die Spore mehr oder weniger ab, so daß meist die Pyramidenform mit Spitze und Seitenkanten verschwindet und ein ellipsoidischer oder kugeliger Körper entsteht, der von dem Saum wie von einem dünnen Reifen umgeben ist. Doch ist dieser nach außen wie zur Sporenprotoplastenoberfläche hin nicht glatt, sondern unregelmäßig berandet. Wie oben besprochen, ist er ein ringförmiger Hohlraum zwischen dem äußeren und inneren Exospor und hebt sich deshalb als heller Reifen von der dunklen Spore ab, weil man bei der Aufsicht an ihm nur die doppelte Hautlage des Exospors sieht, während neben ihm die Spore durch die Schichten des inneren Exospors verdunkelt wird. Die Dicke des Reifens ist also gleich dem Abstand des äußeren Exospors des Saums vom inneren Exospor. Seine unregelmäßige Berandung muß also dadurch entstehen, daß dieser Abstand nicht konstant ist, und es ist an den

Figuren 21—26 leicht zu sehen, daß die Abweichung des inneren Exospors vom äußeren verschieden groß und stellenweise gar nicht vorhanden ist, wie schon oben bei der Besprechung der Gallertschicht hervorgehoben wurde. Dadurch erscheint der Saum zur Protoplastenoberfläche hin gezackt. Die äußere Kerbung kommt augenscheinlich dadurch zustande, daß auch die Saumfalte des äußeren Exospors in ihrer Größe wechselt.

Die Entstehungsweise des Saums von *Riccia* legt den Vergleich mit den Luftsäcken der Pollenkörner von *Pinus* nahe. Nach M. Ferguson (04) entstehen auch diese durch Trennung zweier Sporenhäute, hier aber des Exospors und Endospors. Aus der Schilderung bekam ich jedoch keine klare Vorstellung von dem Vorgang. Schon in den jüngsten Entwicklungsstadien der Sporenhäute soll sich zwischen ihnen ein Hohlraum bilden, der zu einem Luftsack wird. Es scheint möglich, daß durch eine spezielle Untersuchung ein ähnlicher Vorgang zutage tritt, wie er sich bei der Bildung des Saums von *Riccia* ergeben hat. Daß aber der Saum der Ricciaspore den Luftsäcken von *Pinus* homolog ist, geht schon aus den bisherigen Untersuchungen hervor. Die bedeutende Größe des Luftraums im Verhältnis zum ganzen Volumen der Sporen bei *Pinus* steht offenbar im Zusammenhang mit ihrer Windverbreitung.

Auffallend ist auch die Homologie des Saums bei *Riccia* mit dem großen ringförmigen Hohlraum der Sporen von *Spencerites*. (S. Scott (09), S. 186, 191.)

Da bei *Pinus* und *Spencerites* an der Bedeutung der Lufträume innerhalb der Sporen als Mittel zu ihrer Verbreitung durch den Wind nicht zu zweifeln sein dürfte, liegt die Versuchung nahe, dem Saum der Ricciasporen einen entsprechenden Sinn zu geben. Andererseits fällt es auf, daß ein solcher Hohlraum unter den Moosen selten ist und sonstige vorspringende Leisten, wie sie häufig bei Sporen längs der Seitenkanten vorkommen, massiv sind. Da nun die Riccieen in bezug auf ihr Sporogon ebenfalls eine Sonderstellung einnehmen, möchte man die beiden Eigenschaften in Zusammenhang bringen. Die Sporen von *Riccia* werden durch Verfaulen des Thallus frei. Wir kennen für sie keinerlei Einrichtung zur Verbreitung. Als Verbreitungsmittel können hier nur Wind oder Wasser in Frage kommen. Pflanzen mit Windverbreitung der Sporen pflegen die sporentragenden Teile in die Luft zu heben und dem Wind auszusetzen. Bei *Riccia* ist dies nicht der Fall. Bedenkt man andererseits, daß die Sporen von *Riccia* im Herbst, zu einer regenreichen Zeit, reif werden, so möchte man glauben, daß das Wasser zur Verbreitung mehr in Frage käme als der Wind, und daß der Saum eine Schwimmeinrichtung sein könnte. Tatsächlich schwimmen die Sporen, wenn man sie auf Wasser streut. Sie kommen aber nicht wieder hoch, wenn man sie untertaucht, sind also spezifisch schwerer als Wasser. Das Schwimmen der Sporen auf der Wasseroberfläche ist also augenscheinlich nicht dem Saum der Spore, sondern der Oberflächenspan-

nung des Wassers zuzuschreiben. Trotz des negativen Resultats meines Versuches, den Saum als Schwimmeinrichtung zu erweisen, möchte ich die Saumbildung bei *Riccia* sozusagen als einen Versuch auffassen, die Möglichkeiten einer guten Verbreitung, sei es durch Wind oder Wasser, zu vergrößern.

Da die Sporen normalerweise erst im Frühjahr keimen, also den Winter überdauern müssen, ist die hohe Differenzierung und die bedeutende Dicke ihrer Sporenhäute verständlich.

Der Inhalt der Sporen ist nach der Tetradenteilung keinem großen Wechsel unterworfen. Die Chromatophoren, die nur bis zur Reife der Sporen etwas an Größe zunehmen, sind bis zum Schluß der Entwicklung mit Stärke gefüllt, so daß nur noch ein schmaler Saum um die Stärke sichtbar ist. (Dieser Saum ist in den Figuren nicht besonders angegeben). Öl ist in den Sporen ebenfalls schon nach der Tetradenteilung in großen Mengen vorhanden und ist in allen Entwicklungsstadien zu finden. Sehr oft jedoch ist es in den reifen Sporen verschwunden, und man muß annehmen, daß es zum größten Teil zur Cutinisierung des Exospors verbraucht wird.

V. Die Sporenentwicklung von Anthoceros levis L. und punctatus L.

1. Sporenmutterzelle.

Bei der Schilderung der Sporenentwicklung von *Anthoceros* soll ebenfalls von dem jungen Sporogon ausgegangen werden, in dem sich das Archespor in der Form eines Zylinders von der Columella, die von ihm umschlossen wird, und dem äußeren Wandgewebe differenziert hat. Das Archespor ist bei *Anthoceros levis* am Fuße des Sporogons zunächst einschichtig, um wenige Zellkreise höher meist zweischichtig zu werden (Fig. 1), während *A. punctatus* im ganzen Sporogon einschichtig bleibt. Die Urmutterzellen verhalten sich bei beiden Arten gleich. Sie sind kubisch, reich an Plasma und heben sich deutlich von den umgebenden Columella- und Wandzellen ab, die die vierfache bzw. doppelte Länge haben und plasmaärmer sind (Fig. 1, 2). Die Kerne der Archesporzellen sind von denen des umgebenden Gewebes zunächst nicht verschieden. Sie haben einen einheitlichen, scharf begrenzten Nucleolus, der nahe der Mitte einen hellen Fleck zeigt. Der Chromatophor, eine mehr oder weniger dicke Scheibe, liegt dem Kern an und tritt in Präparaten hell aus dem dichteren Cytoplasma hervor. Davis gibt an, daß in den jüngsten Archesporzellen der Chloroplast nicht mit Sicherheit erkannt werden konnte (Davis (99), S. 92). In Form und Inhalt unterscheiden sich die Urmutterzellen, aus denen durch Differenzierung Sporenmutterzellen und Elateren werden, noch nicht voneinander. Diese Differenzierung ist erst dann zu bemerken, wenn sich der Zusammenhang des sporogenen Gewebes lockert.

Die Archesporzellen, die bis jetzt meist breiter als lang waren, strecken sich, wobei sie noch etwas an Dicke zunehmen, bis sie schließlich etwa die dreifache Größe der ursprünglichen Zellen haben. Das ganze Archespor ist dementsprechend breiter geworden. Die Lockerung des festen Gewebes beginnt mit einer Auflösung der Mittellamellen in den Eckpunkten der Zellen, die dadurch eine gewisse Abrundung erfahren, aber noch im Zusammenhang bleiben (Figur 3). Die entstehenden Zwischenräume sind von der gallertartigen Masse erfüllt, die durch die Auflösung der Membranen entsteht und die sich mit Eosin intensiv rot färbt. Die Auflösung der Mittellamellen schreitet in der Weise fort, daß zunächst die Archesporzellen von den angrenzenden Wand- und Columellazellen gelöst werden, wodurch die noch verbundenen Zellen in eine Gallertmasse gebettet werden, die die Zwischenräume erfüllt. Die Zellen

des Archespors sind jetzt unregelmäßig an Gestalt und variieren erheblich in der Form. Dabei sind auch Größenunterschiede zwischen den Zellen festzustellen, und man kann jetzt schon mit einer gewissen Sicherheit sehen, daß die länglichen und kleinen Zellen im Zusammenhang bleiben und Elateren, die größeren, sich der Kugelform nähernden Sporen bilden werden. Nach Vollendung der Auflösung der Mittellamellen runden sich die Sporenmutterzellen ab. Die Elateren bleiben mehr oder weniger im Zusammenhang und liegen als gekrümmte Zellfäden zwischen den isolierten Sporenmutterzellen, beide von der Gallerte umhüllt (Fig. 4). Die Elateren wachsen bald nicht mehr und verändern sich bis zur Reife der Sporen nur unwesentlich, indem ihre Wände gleichmäßig verdickt werden. Sie enthalten Stärke und Öl bis zur Reife der Sporen und tragen augenscheinlich zu deren Ernährung bei. Während bei der Sporenentwicklung von *Riccia* mit der Verdickung der Mutterzellmembran und der Auflösung der Mittellamellen die Größe des Sporogoniums fixiert war, findet hier ein allmähliches Wachstum des Sporenraums statt, das dem Wachstum der Sporenmutterzellen entspricht. Wie schon oben erwähnt wurde, hängt dieser Unterschied augenscheinlich mit der Verschiedenheit der Sporogone zusammen. Während eine vorzeitige Vergrößerung des Sporogonraums von *Riccia* notwendig erschien, um den schnell wachsenden Sporenmutterzellen und Sporen die zu einer ungehinderten Entwicklung nötige Nahrung zu bieten, ist ein solcher Vorgang bei Anthoceros unnötig, da die fertilen Zellen an Columella- und Wandzellen und an Elateren grenzen, aus denen sie Nahrung entnehmen können.

Die Sporenmutterzelle vergrößert sich während ihrer Abrundung und Isolierung sehr schnell. Das Plasma, das die Urmutterzelle dicht erfüllte, vermehrt sich nicht ihrem Wachstum entsprechend, so daß sich Vakuolen bilden und das Cytoplasma die Wand und die Chromatophoren und Kerne nur in dünner Schicht bekleidet. Der Chromatophor, der in der Urmutterzelle in seiner größten Ausdehnungsrichtung kaum einen größeren Durchmesser als der Kern hatte, wächst um den Kern herum und bildet gleichsam eine Schale, in der der Kern ruht. Bei *Anthoceros levis* rückt mit zunehmender Größe der Vakuole der Chromatophor mit seiner konvexen Seite zur Wand, während bei *Anthoceros punctatus* Chromatophor und Kern ihre zentrale Lage behalten (Fig. 5, 6, 31).

Die Teilung des Chromatophors leitet die nun einsetzende Tetradenteilung ein. Der Chromatophor wandert mit dem Kern in die Mitte der Zelle zurück, wo er sich durch einfache Durchschnürung in der Mitte teilt (Fig. 7). Der Beginn der Teilung zeigt sich in einer Furche, die rings um den Chromatophor verläuft, tiefer wird und schließlich zur vollen Durchschnürung führt. Die beiden rundlichen Chromatophoren rücken auseinander, wachsen in die Länge und schließen den Kern in ihre Mitte. Das Plasma, das sie umhüllt, ist mit dem Wandplasma durch feine Fäden verbunden. Diese sind bei *A. punctatus* zahlreicher und zu einzelnen größeren Strängen

vereinigt. Überhaupt zeichnet sich diese Art durch größeren Cytoplasmareichtum vor *A. levis* aus. Wenn die Chromatophoren zur zweiten Teilung auseinanderrücken, wird das zwischen ihnen befindliche Plasma zu Fäden ausgezogen, die den Kern umhüllen, während der Teilung aber wieder verschwinden. Die Anordnung der vier Teilstücke des Chromatophors wird bestimmend für die weitere Entwicklung. Sie sammeln sich zunächst um den Kern (Fig. 9) und wandern darauf zur Peripherie, wo sie die Eckpunkte eines Tetraeders und die Zentren der zukünftigen Sporen bilden (Figur 11). Zwischen ihnen spannen sich nun zahlreiche Plasmafäden aus, die in ihrer Gesamtheit die Form von Kernspindeln haben und in Verbindung mit der Teilung der Chromatophoren, die der des Kerns vorausgeht, viele Untersucher zu dem Irrtum geführt haben mögen, die Chromatophoren als die Kerne anzusehen. Diese Plasmastrahlungen bilden sich zwischen allen Chromatophoren in der Richtung der Kanten des von ihnen gebildeten Tetraeders in analoger Weise, wie im allgemein vorkommenden Fall zwischen den vier Kernen sechs Kernspindeln entstehen. Sie sind bei *A. punctatus,* den zahlreicheren Strahlen früherer Entwicklungsstadien entsprechend, stärker entwickelt und erfüllen zeitweise den ganzen Mutterzellraum, in dessen Mitte der Zellkern liegt (Fig. 32).

Die Art und Weise, wie der Kern den Chromatophor während seiner Teilungen begleitet und das Zentrum bildet, um das sich die Vorgänge abspielen, weisen auf die Wechselbeziehungen hin, die zwischen den Elementen der Zelle bestehen.

Während der Chromatophorteilungen ist die Sporenmutterzelle noch bedeutend gewachsen und hat bei deren Schluß eine Größe erreicht, die im Laufe der Entwicklung nicht mehr wesentlich überschritten wird. Ihr Durchmesser ist jetzt etwa 50—55 μ lang. Vor den Teilungen betrug seine Länge etwa 20 μ, während die undifferenzierte Archesporzelle einen Durchmesser von etwa 10 μ besaß. Der Mutterzellwand ist innen eine Verdickungsschicht aufgelagert, die von gallertiger Natur ist und sich von der älteren, dünnen stark lichtbrechenden Membran deutlich abhebt (Fig. 11). Sie tritt zuerst in dem Entwicklungsstadium der Sporenmutterzelle in Erscheinung, in dem die Chromatophoren sich zum zweiten Mal teilen, wird während der Teilung schnell dicker und nimmt schließlich ¼ bis ⅓ des Sporenmutterzellradius ein (Fig. 24, 32). Ihre Begrenzungsfläche gegen den Protoplasten ist nicht glatt und bekommt mit fortschreitender Entwicklung bis zur endgültigen Aufteilung der Mutterzelle eine für die verschiedenen Arten charakteristische Gestalt, wobei der Protoplast wie auch die ganze Sporenmutterzelle ihre kugelige Form behalten. Bei *A. levis* springt das Cytoplasma in kleinen Zacken in die Gallertmasse vor, die so fein sind, daß sie an lebenden Zellen nur als Unregelmäßigkeit des Plasmarandes erscheinen (Fig. 24). Bei *A. punctatus* gehen vom Protoplasten zahlreiche lange, feine Strahlen aus, die die Gallerte durchsetzen und

während der Kernteilungen kurz vor der Scheidewandbildung auftreten (Fig. 33).

Wie sich das Cytoplasma bei den beiden Arten verschieden verhält, so unterscheiden sich auch die Chromatophoren in Struktur und Größe voneinander. Der Unterschied tritt am deutlichsten in den mittleren Entwicklungsstadien zur Zeit der Kernteilungen und der Aufteilung der Mutterzelle hervor. Die Chromatophoren von *A. punctatus* sind hier erheblich kleiner, wie ein Vergleich der Figuren 11 und 33 zeigt, und es ist verständlich, daß die Plasmastrahlungen zwischen ihnen bei *A. punctatus* mächtiger und länger sind, da die Sporenmutterzellen beider Arten ungefähr dieselbe Größe haben. Aus dem Vergleich der beiden Figuren 24 und 36, die nach lebenden Zellen entworfen sind, erkennt man eine weitere Verschiedenheit, die darin besteht, daß die Chromatophoren von *A. levis* dicht mit Stärkekörnern gefüllt sind, diejenigen von *A. punctatus* nur kleine, stark lichtbrechende Körperchen, die Pyrenoidkörner, zeigen. Bei *A. levis* kann schon in den jüngsten Sporenmutterzellen Stärke in den Chromatophoren bemerkt werden, die bis zur Aufteilung der Mutterzelle stark zu — und während der Sporenhautbildung ebenso schnell wieder abnimmt. Innerhalb des ganzen sporogenen Gewebes von *A. punctatus* ist dagegen in den Chromatophoren der Mutterzellen sehr wenig Stärke vorhanden.

Gemeinsam ist beiden Arten die Gestalt der Pyrenoide. Während die Chromatophoren der vegetativen Zellen ein auf die Mitte beschränktes Pyrenoid aus zahlreichen spindelförmigen Körpern — Pyrenoidkörner genannt — haben, sind bei den Sporenmutterzellchromatophoren die Pyrenoidkörner rundlich und auf den ganzen Chromatophor verteilt. Sie sind im lebenden wie im fixierten Zustand stark lichtbrechend und färben sich mit Hämatoxylin dunkelblau. Nach Mc. Allister (27, S. 248) entstehen aus ihnen die Stärkekörner. Wie diese sind auch die Pyrenoidkörner in den Mutterzellchromatophoren in verschiedener Menge im Laufe der Entwicklung vorhanden. In der Archesporzelle kommen sie vereinzelt vor, nehmen bis zur Teilung der Mutterzelle an Zahl zu und hinterher wieder ab.

2. Kernteilungen.

Während der Chromatophorteilungen gehen im Kern Veränderungen vor sich, die eine Vorbereitung zur Reduktionsteilung darstellen. In der Sporenmutterzelle, die sich durch Abrundung von den Elateren isoliert hat, ist der Kern durch den stark färbbaren und scharf begrenzten Nucleolus und ein neben diesem außerordentlich schwach hervortretendes Chromatinnetzwerk charakterisiert, wie es auch der Ruhekern der Archesporzellen und der vegetativen Zellen hat. Von nun ab wird das Netzwerk allmählich deutlicher, bis es sich schließlich in der Nähe des Nucleolus zu einer stark gefärbten formlosen Masse zusammenballt (Fig. 9). Dieser Zustand der Synapsis tritt meist schon nach der ersten Chromatophorenteilung ein und

dauert lange an. Erst wenn die vier neu gebildeten Chromatophoren ihre tetraedrische Anordnung an der Peripherie eingenommen haben, löst sich die Synapsis, und es zieht sich das Fadenwerk in unregelmäßigen Schlingen durch den ganzen Kernraum (Fig. 10). Diese Schlingen erscheinen zunächst gleichmäßig dick und färbbar, zeigen aber mit fortschreitender Entwicklung, die mit einem Größerwerden des Kerns verbunden ist, die Tendenz, das stark färbbare Chromatin an einigen Stellen zu sammeln. Dadurch erhalten sie das Aussehen einer Kette, in der dicke und dünne Stellen abwechseln. Bald darauf sind stellenweise stark gefärbte Knoten zu bemerken, die zuerst zahlreich sind, sich später aber zu einigen wenigen vereinigen (Fig. 11, 12). Mit diesem Vorgang geht Hand in Hand eine Verkürzung und Verbreiterung der übrig bleibenden, wenig färbbaren Lininsubstanz des Fadenwerks, bis es schließlich bis auf wenige Reste oder ganz verschwunden ist (Fig. 13). Dann ist in dem großen Kernraum, dessen Umrisse ihre glatte, kugelige Form verlieren, die Chromatinmasse in der Nähe des stets peripher liegenden Nucleolus vereinigt. Dieser ist bis dahin vollkommen unverändert geblieben, zeigt die charakteristischen hellen Flecken und seine starke Färbbarkeit. Selten ist ein Zerfall in zwei Stücke zu beobachten. Die Annahme einer Chromatinspeicherfunktion des Nucleolus wird hier also nicht gemacht werden können.

Die Kernwand wird nun immer undeutlicher und der Kern eckiger und in den vier Richtungen auf die Chromatophoren zu auseinandergezogen, was auch an lebenden Zellen zu sehen ist. Zwischen Chromatophor und Kern ist dabei eine dichte Plasmaansammlung vorhanden, von der Strahlen ausgehen, die den Kern dicht umhüllen und nach Lösung der Kernwand das Medium bilden, in dem die Teilung des Kerns stattfindet (Fig. 12). Dieses Plasma hebt sich von dem übrigen während der Kernteilung durch seine besonders starke Färbbarkeit deutlich ab. Die Strahlungen zwischen den Chromatophoren, die während dieser Kernteilungsvorbereitungen in derselben Weise weiterbestanden haben, sind auch jetzt noch in gleicher Stärke vorhanden. Schließlich löst sich die Kernwandung auf und Nucleolus und Chromatinmasse, in der vier Gemini zu erkennen sind, werden in das eindringende Plasma gebettet (Fig. 14). Der Nucleolus verschwindet darauf, und die Kernspindel wird gebildet.

Die Lage der Kernspindel ist dadurch charakterisiert, daß der eine Pol meist an einen Chromatophor stößt, während der andere zwischen zwei Chromatophoren liegt. Die Spindel ist lang, schmal und leicht zugespitzt (Fig. 15). Sie ist bei *A. punctatus* kleiner als bei *A. levis*. In der seitlichen Ansicht sind in der Äquatorialplatte meist zwei Gemini oder vier sich trennende Chromosomen zu sehen, so daß auf die Vierzahl als reduzierte Chromosomenzahl zu schließen ist, was durch polare Spindelansichten bestätigt wird (Fig. 16). Meine Beobachtungen würden also mit denen von Davis (99, S. 90) und Bagchee (24, S. 110) übereinstimmen und denen von Lorbeer, der 8 bzw. 16 Chromosomen für Gametophyt und Sporophyt

angibt, (24, S. 237), widersprechen. Die Chromosomen sind rundlich und so klein, daß eine bestimmte Gestalt nicht mit Sicherheit festzustellen ist. Die Chromosomen wandern zu den Polen und bilden dort eine zusammenhängende Masse, aus der sich schnell die Tochterkerne entwickeln. Diese erlangen trotz ihres kurzen Bestandes eine ziemlich bedeutende Größe, etwa die der Archesporkerne und gehen in einen Ruhezustand über, in dem das Chromatin zerstreut und ein Nucleolus gebildet wird (Fig. 18).

Dieser Zustand besteht nicht lange, sondern wird bald von der zweiten Kernteilung abgelöst. Deren Spindeln sind bedeutend kleiner, als diejenigen der ersten, haben aber dieselbe Gestalt (Fig. 19). Die beiden Tochterkerne teilen sich zur selben Zeit, wobei die Achsen der Spindeln senkrecht zueinander stehen. Figur 20 läßt zwei Spindeln erkennen, die so nahe beieinander gebildet sind, daß ein medianer Schnitt durch eine der beiden Spindeln die andere noch tangential getroffen hat. Im allgemeinen aber liegen die Spindeln in einiger Entfernung voneinander, wie Fig. 19 zeigt, und zwar immer in der Weise, daß jede zwischen zwei Chromatophoren verläuft, also von den Plasmastrahlungen umhüllt wird. Die an den Polen gebildeten Tochter-Kerne befinden sich dadurch gleich an ihrem Bestimmungsort. Diese Erscheinung ist auch bei den vegetativen Zellen von *Anthoceros* zu beobachten, wo sich auch die Chromatophoren zuerst teilen und die Lage der Kernspindelpole bestimmen (Fig. 21).

Nach der Bildung der vier Kerne sind die beiden Kernspindeln nicht mehr zu sehen und der Raum zwischen den vier Zentren ist von dichtem Plasma eingenommen, an dem auch an Präparaten eine Strahlung zu bemerken ist, die aber nicht mit den überaus zarten Kernspindelfasern verwechselt werden kann. Da diese Plasmastrahlungen sich nicht sehr gut fixieren lassen, werden sie besser an lebenden Zellen beobachtet.

Bei den weiteren Entwicklungsvorgängen sind bei *A. levis* und *A. punctatus* Unterschiede vorhanden, die trotz ihrer Kleinheit größere Folgen haben und im engen Zusammenhang mit dem abweichenden Bau der Sporenhäute stehen mögen. Bei *A. punctatus* füllt sich der ganze kugelige Protoplast mit dichter Strahlung, die sich auch nach außen in die angrenzende Gallerte hinein erstreckt. Plötzlich bilden sich simultan zwischen den vier Zentren senkrecht zur Strahlung die sechs Scheidewände, die zunächst dünn und nicht ganz eben sind, aber bald als homogene, glatte Lamellen deutlich in Erscheinung treten, wobei die Strahlung abnimmt und in eine regellose Anordnung von Plasmafäden übergeht (Fig. 32, 36). Der Protoplast der Sporenmutterzelle von *A. levis* zeigt schon während der Kernteilungen die Tendenz, die kugelige Gestalt in eine tetraedrische umzuwandeln, indem die Plasmastrahlen, die von den Chromatophoren zur Gallerte hin verlaufen, sich nach außen vorwölben und die Chromatophoren an der Außenfläche abgeflacht werden. Je ausgeprägter diese Änderung ist, desto näher tritt der Augenblick der

Wandbildung, die in analoger Weise wie bei *A. punctatus* eintritt (Fig. 24).

Die Bildung der Scheidewände bei *Anthoceros* scheint anders als bei den sonst vorkommenden Aufteilungstypen von Sporenmutterzellen zu sein. Sehr oft entstehen hier die Teilungswände simultan im Anschluß an die Kernteilungen und die in Spindeln gebildeten Zellplatten, wie es z. B. auch bei *Riccia* der Fall war, oder es findet, unabhängig von den Kernteilungen und vor ihnen, Bildung von vier nach den Ecken eines Tetraeders gerichteten Lappen vom Mutterzellprotoplasten aus statt, die außer bei Moosen, hauptsächlich Jungermanniaceen, und Florideen auch in Pollenmutterzellen von Blütenpflanzen vorkommt. Im letzteren Fall macht also nicht der Kern, sondern das Cytoplasma den Anfang zur Tetradenteilung. Auch hier haben die Kernspindeln nicht die Bedeutung, wie z. B. bei *Riccia,* wo in ihnen die Zellplatten angelegt werden und dadurch die Lage der Scheidewände bestimmt wird. Es ist demnach keine Besonderheit, wenn die Scheidewände der Sporen unabhängig von den Kernspindeln entstehen, wie Davis für *Anthoceros* hervorhebt (99, S. 103). Das Abweichende bei *Anthoceros* liegt in dem Zusammenhang, der offenbar zwischen der Aufteilung der Mutterzelle und den zwischen den Chromatophoren verlaufenden Plasmastrahlungen besteht.

Diese Art der Scheidewandbildung in Sporenmutterzellen kommt ebenfalls bei den Macrosporenmutterzellen von *Isoetes* vor, wie auch deren Entwicklung bis zur Aufteilung ganz überraschend derjenigen von den *Anthoceros*mutterzellen ähnlich ist, worauf schon mehrmals (Tschistiakoff (73) S. 210; Strasburger (82) S. 164 und (88) S. 218; Fitting (00) S. 124 hingewiesen ist.

Hugo v. Mohl (39, S. 88) schildert eine von der Mutterzellwand zentripetal fortschreitende Wandbildung. Mit einer solchen sind jedoch meine Beobachtungen an Präparaten und lebenden Zellen von *A. punctatus* nicht vereinbar.

Einmal waren die Scheidewände hier stets nur in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden. Andererseits treffen sie bei *A. punctatus* stets senkrecht auf die vollkommen kugelförmige Oberfläche des Protoplasten, was nicht für die obige Auffassung spricht. Den besten Hinweis geben aber die Präparate. Man sieht, daß in den Plasmastrahlen in der ganzen Ausdehnung der zukünftigen Scheidewände Verdickungen entstehen, die sich von dem übrigen Plasma durch stärkere Färbbarkeit abheben und zunächst nicht lückenlos aneinander schließen (Fig. 22, 34). In ähnlicher Weise berichtet Davis (99, S. 103), läßt aber die Frage noch offen, ob die Wände unabhängig von den Spindelfasern gebildet werden und schreibt " that the protoplasmatic strands have spread sideways and fused with one another, so that there is now present a film of protoplasm between tetrahedral regions of the spore-mother-cell."

Wie die engen Wechselwirkungen, die bei der Tetradenteilung in der Mutterzelle von *Anthoceros* zwischen Chromatophor und Kern offenbar bestehen, aufzufassen sind, ist schwer zu entscheiden.

3. Bildung der Sporenhäute.

In Längsschnitten durch Sporogone, in denen ja fast ohne Ausnahme die der Spitze näher liegenden Sporenmutterzellen in der Entwicklung weiter sind, findet man häufig Mutterzellen vor der Aufteilung (Fig. 36) neben Tetraden von neu gebildeten Sporen, die durch breite Schichten einer mit Eosin sich rot färbenden Substanz getrennt sind (Fig. 37). In dieser ist bis zum Ende der Entwicklung keine Spur einer festen Mittellamelle zu erkennen, und es muß demnach die ganze Breite der die Sporen trennenden Substanz einer Scheidewand entsprechen, die verquollen ist. Durch diese Verquellung werden die Sporen von allen Seiten in eine gallertige Substanz gebettet. Die Verdickungsschicht der Mutterzellwand und die Verquellungsmasse der Scheidewand bilden eine einheitliche Hülle um die Sporen (Fig. 37). Damit wäre derselbe vorläufige Endzustand, wie bei der Sporenentwicklung von *Riccia* erreicht, der allgemein wiederkehrt und auf verschiedenen Wegen erzielt wird. Bei *Riccia* waren nach Bildung der Scheidewände die Spezialmutterzellwände verdickt worden (Fig. 38 a). Hier werden zuerst die Mutterzellwände verdickt und die Scheidewände bis an die gallertige Verdickungsschicht gebildet (Fig. 38 b). Die Gallerte zwischen den Sporen entsteht darauf nicht durch Auflagerung auf die Mittellamellen, sondern durch deren Vergallertung selbst (Fig. 38 c).

Die Sporenhautbildung, die gleich nach Verquellung der Scheidewände einsetzt, erhält durch den Vergleich der beiden untersuchten *Anthocerosarten* ihre beste Beleuchtung. Es war auf den Unterschied hingewiesen worden, der zwischen dem Verhalten des Cytoplasmas bei *A. levis* und *A. punctatus* besteht, und es ist leicht zu sehen, daß dieser die Verschiedenheit der Sporenhäute bedingt. Schon vor dem Auftreten der Scheidewände bildete das Cytoplasma an der Oberfläche des Protoplasten bei *A. punctatus* zahlreiche feine Strahlen, die die umgebende Substanz durchdringen, während vom Protoplasten von *A. levis* bei weitem kürzere, kleine Erhebungen ausgingen, die sich von einer glatten Plasmaschicht erhoben. *A. punctatus* dagegen zeigte eine mit Mulden versehene netzartige Protoplastoberfläche, von deren Knotenpunkten die Strahlen entsprangen. Diese Strukturen blieben während der Kernteilungen und der Bildung der Scheidewände erhalten, und sie sind es, welche die Form der Sporenhäute bestimmen. Verquillt die Scheidewand, so zeigen die jungen Sporen von *A. punctatus* eine nach außen gewölbte, konvexe, mit Strahlen versehene Fläche und die drei glatten Seitenflächen, die nur kleine, der netzartigen Anordnung des Cytoplasmas entsprechende Mulden haben (Fig. 37, 39). Alle Begrenzungsflächen der Sporen von *A. levis* dagegen sind untereinander nahezu

gleichartig, da die Innenflächen nach der Verquellung der Scheidewände analoge Erhebungen des Plasmas bilden wie die gewölbte Fläche, wo sie nur noch dichter und zahlreicher sind (Fig. 25).

Auf den Oberflächen jedes Protoplasten erscheint bald darauf die durch ihre starke Lichtbrechung auffallende helle erste Sporenhaut, zunächst in außerordentlich dünner Schicht. Da sie alle Cytoplasmavorsprünge umkleidet, bekommt sie bei den beiden Arten eine verschiedene Gestalt, dem verschiedenen Verhalten des Cytoplasmas entsprechend (Fig. 25).

Der feste Inhalt der Sporen, der bis jetzt aus dem Chromatophor, dem kleinen Kern und spärlichem Cytoplasma bestand, wird zur Zeit der ersten Sporenhautanlage noch dürftiger. Bei *A. levis* nimmt die Zahl der Stärkekörner stark ab, und die Plasmafäden sind so fein und dünn geworden, daß sie in lebenden Zellen nicht mehr zu sehen sind (Fig. 25). In Präparaten sind sie zu vereinzelten Strängen zusammengezogen (Fig. 23). Oft sind die Sporen in diesem Stadium in den Präparaten gänzlich deformiert und die dünnen Sporenhäute an Chromatophor und Kern angedrückt (Fig. 26).

Die Sporen von *A. punctatus* weichen in diesem Entwicklungsstadium ebenfalls stark von der Normalform ab, jedoch in anderer Weise als diejenigen von *A. levis*. Die Gallertmasse der Verdickungsschicht der Mutterzellwand und der Scheidewände behält augenscheinlich nach der Fixierung ihre Form. Die Scheidewände haben fast glatte innere Begrenzungsflächen, während die Verdickung der Mutterzellwand die starken Unebenheiten zeigt, die durch die Cytoplasmastrahlen von den Basalflächen der Sporeninhalte hervorgerufen werden und bei der Sporenhautbildung weiter bestehen. Die Begrenzungsflächen der gallertigen Substanz der Scheidewände und der Mutterzellwand zu den Sporen hin sind durch stark lichtbrechende Lamellen gekennzeichnet, die in den Zeichnungen im Schnitt als punktierte Linien wiedergegeben sind. Durch sie wird die Normalform der Sporen begrenzt, die stark geschrumpft, an den Seitenflächen vollkommen von der umgebenden Substanz getrennt sind und nur an den Basalflächen in den Spitzen der vom Cytoplasma gebildeten Mulden festhaften. Erst wenn die Sporenhäute dicker werden, nähern sich die Sporen in den Präparaten wieder ihrer wahren Gestalt, die man gut an lebenden Zellen beobachten kann.

Je stärker das Cytoplasma abnimmt, desto mehr nimmt der Gehalt an Öl zu, das im ganzen Sporogon in kleineren und größeren Tropfen verteilt, besonders reich am Fuß, in der Zone des interkalaren Wachstums und in der Columella vorhanden ist und zur Zeit der Tetradenteilung auch in den Sporenmutterzellen innerhalb und außerhalb der Chromatophoren erscheint. In Figur 39 sind die Öltröpfchen wiedergegeben. Die Bemerkung von Scherrer (15, S. 4), wonach im ganzen Entwicklungsgang von *Anthoceros* Ölkörper fehlen, kann ich bestätigen.

Mit der ersten Anlage der Sporenhäute ist die endgültige Größe und Gestalt der Sporen im wesentlichen bestimmt. Die weitere Entwicklung besteht in einer Ausgestaltung der Sporenhäute, die mit einer Änderung des Sporeninhalts verbunden ist.

Bei *Anthoceros levis* nimmt das Volumen der Spore von jetzt ab nicht mehr zu. Die angelegten Häute wachsen nur stetig in die Dicke, wobei die Zacken nicht etwa die in ihrer Anlage erhaltene Größe behalten, sondern an dem Wachstum teilnehmen und die an der gewölbten Basalfläche vorhandenen Zacken stärker wachsen als diejenigen an den Innenflächen. Das Wachstum der Sporenhäute ist nicht nur als eine allmähliche Auflagerung von Substanz von seiten des Protoplasten oder von außen, sondern auch als Substanzeinlagerung anzusehen. Nachdem die äußere Sporenhaut ihre endgültige Dicke erreicht hat, wird das Endospor gebildet, das eine dünne homogene Cellulosehaut bleibt. Das Wachstum des Exospors ist mit einer stetig fortschreitenden Cutinisierung verbunden, die den reifen Sporen eine goldgelbe Farbe gibt. Während dieser Reifungsvorgänge nimmt der Ölgehalt der Sporen stark zu, so daß die Chromatophoren, deren Stärke schließlich verschwindet, durch das Öl vollkommen verdeckt werden. Die Cutinisierung ist also hier sogar von einer Erhöhung des Ölgehalts der Sporen begleitet, während sie bei *Riccia* mit einer auffallenden Abnahme des Öls verbunden ist. Der Kern hat sich nicht mehr verändert und ist nicht größer als der Kern einer Archesporzelle (Fig. 29).

Etwas komplizierter gestaltet sich der Ausbau der Sporenhäute von *A. punctatus*. Beim Vergleich der Abbildungen 42 und 43 sieht man, daß sich das Volumen der Sporen nicht merklich verändert hat, während sich die Sporenhautfläche stark vergrößert und in Falten gelegt hat. Dadurch werden die Mulden der schon vorhandenen Netzstruktur, die an den Seitenflächen bis jetzt nicht so stark ausgebildet waren, vergrößert. Die so gefaltete Haut ist nun ungleichmäßig in die Dicke gewachsen. Die Knotenstellen des Netzes der Basalflächen, von denen die Stacheln ausgehen, und die Erhebungen der Seitenflächen werden stärker verdickt, während die übrigen Stellen, dabei auch die Stacheln langsamer oder gar nicht mehr wachsen. Diese heben sich dadurch scharf ab und geben der Basalfläche vor den Seitenflächen ein charakteristisches Aussehen. Während der weiteren Entwicklung dieses Exospors, das jetzt nur noch in einem Dickenwachstum besteht, werden die inneren Mulden ausgeglichen, so daß das schließlich angelegte Endospor, das wie bei *A. levis* sehr dünn bleibt, nahezu glatt verläuft. Längs der Seitenkanten der Spore, an denen das Exospor eine besonders große Falte bildet, werden jedoch die Mulden nicht geebnet (Fig. 44), und das Exospor bleibt hier dünner als an allen anderen Stellen. Diese Exosporfalten füllen sich mit Gallerte in ganz analoger Weise, wie sich bei *Riccia* an der Stelle des Saums Gallerte sammelte. Der Protoplast erhält dadurch auch längs der Kanten einen glatten Verlauf. Das schließlich im Anschluß an den Protoplasten entwickelte

Endospor weicht demnach an den Kanten von dem Exospor ab, und da in der reifen Spore die Gallerte verschwindet, entstehen dort zwischen Exospor und Endospor Hohlräume. Die Leisten der Sporen von *A. punctatus* sind also hohl und dem „Saum" der *Ricciaspore* homolog. Überlegt man, ob diesen Leisten eine Bedeutung zukommt, so fällt auf, daß diese den Sporen von *A. levis* fehlen, und man möchte diese Eigenschaft mit der Tatsache in Zusammenhang bringen, daß die Sporen von *A. levis* kleiner sind, als die von *A. punctatus.* Man könnte danach auch bei *A. punctatus* vermuten, daß die hohlen Leisten die Verbreitung seiner Sporen durch den Wind begünstigen.

Die reifen Sporen von *A. punctatus* sind dicht erfüllt von Öl, in noch höherem Maße, als bei *A. levis,* so daß in ungebleichten Präparaten, die mit einer Mischung fixiert sind, in der Osmiumsäure enthalten ist, inmitten des geschwärzten Öls nur noch der Kern zu sehen ist (Fig. 44). Die Verdickungsschicht der Mutterzellwände und die Scheidewände sind am Schluß der Entwicklung bis auf kleine Reste resorbiert.

VI. Zusammenfassung.

Wegen der großen Ähnlichkeit der fertigen Sporen von *Riccia* und *Anthoceros* wird man eine große Übereinstimmung in ihren Entwicklungsgängen erwarten. Wenn die Abweichungen auch gelegentlich ziemlich verschiedene Bilder einander entsprechender Entwicklungsstadien hervorrufen, so sind sie doch in Wirklichkeit gering.

Die Abrundung der Sporenmutterzellen, eine fast allgemein in der Entwicklung der Sporen vor der Tetradenteilung wiederkehrende Erscheinung, kommt bei *Riccia* durch eine starke, gallertige Verdickungsschicht der Mittellamellen des sporogenen Gewebes zustande, wodurch die turgescenten Zellen die Möglichkeit erhalten, sich abzurunden. Während dieses Vorgangs erhält das Sporogon seine maximale Größe, und nach der Auflösung der Mittellamellen sind die Sporenmutterzellen durch große, nährstoffreiche Zwischenräume voneinander getrennt. Nach der Isolierung der Sporenmutterzellen setzen die Kernteilungen ein, die in normaler Weise verlaufen. In dem Falle, der am häufigsten vorkommt, stehen die Spindeln der zweiten Teilung so zueinander, daß die vier Enkelkerne in den Eckpunkten eines Tetraeders liegen. Zu den beiden zunächst allein vorhandenen Spindeln der Kernteilungsfiguren werden noch vier gebildet, und durch die sechs in den Spindeln entstehenden Zellplatten und Scheidewände wird die Sporenmutterzelle in vier tetraedrische Teile zerlegt. Sind die Spindeln parallel zueinander, so liegen die Kerne in den Eckpunkten eines Rhombus oder Quadrates und es kommen andere Sporenformen zustande, im letzten Fall die Viertelapfelform.

Den Scheidewänden und der Mutterzellwand werden gallertige Verdickungsschichten aufgelagert, die in den Protoplasten der Sporen muldenförmige Vertiefungen erzeugen. Die Gestalt, die dadurch jeder Protoplast an seiner Oberfläche erhält, gibt den im Anschluß an diese gebildeten Sporenhäuten ihre Oberflächenform. Es sind an der reifen Spore drei gut zu unterscheidende Häute vorhanden, das äußere Exospor, das innere Exospor und das Endospor, die in dieser Reihenfolge schnell hintereinander nach innen zu angelegt und erst später ausgebaut werden. Ihr Wachstum besteht hauptsächlich in Dickenwachstum. Das Endospor erhält unter langsamem Dickenwachstum auf seiner zum Protoplasten gekehrten Seite eine glatte Oberfläche. Das äußere zum Schluß cutinisierte Exospor ist während seines Dickenwachstums nicht in Berührung mit dem Protoplasten. Seine Dickenzunahme dürfte durch Intussuszeption geschehen. Das innere Exospor besteht aus fein gewellten Lamellen,

deren Zahl allmählich zunimmt und die schließlich ebenfalls cutinisiert werden. Die drei Hauptschichten haben am Schluß der Entwicklung an den tiefsten Stellen der Mulden ungefähr die gleichen Dicken.

Außer diesen bleibenden Schichten sind im Laufe der Entwicklung drei weitere vorhanden, die nur vorübergehend in Erscheinung treten und verschiedene Bedeutung haben. Auf das äußere Exospor folgt vor der Bildung des inneren Exospors zunächst eine dünne Gallertschicht, die längs der Schnittkanten der Seitenflächen mit der Basalfläche zu einer mehr oder weniger dicken Ringzone wird und nach der Anlage der inneren Sporenhäute verschwindet. Die Ringzone wird dadurch ein Hohlraum zwischen dem äußeren und inneren Exospor, der Saum der Spore.

Die zweite Zone, die nicht von Bestand ist, liegt zwischen dem inneren Exospor und dem Endospor und erscheint nach der Anlage des ersteren. Da sie während der deutlichen Zunahme der Dicke und Lamellenzahl des inneren Exospors vorhanden ist und verschwindet, wenn dessen Cutinisierung beginnt, das Wachstum also aufhört, wurde sie als die Stelle gedeutet, wo die Bildung der Lamellen des inneren Exospors vor sich geht.

Die dritte der vergänglichen Schichten begrenzt das Endospor nach innen, und ist bei der reifen Spore nicht mehr zu sehen. Sie wurde als Substanzansammlung betrachtet, die vom Protoplasten ausgeschieden und zum Aufbau der Sporenhäute verwendet wird.

Sporenmutterzellen und Sporen zeigen reichlich Öl und Stärke.

Die Abrundung der Sporenmutterzellen und ihre Isolierung von den mehrzelligen Elateren erfolgt bei *Anthoceros* durch Vergallertung der Mittellamellen des Archesporgewebes. Den Anfang der Tetradenteilung macht der plattenförmige Chromatophor, der sich zweimal hintereinander teilt. Die sich daraus ergebenden vier Chromatophoren ordnen sich so an, daß sie die Eckpunkte eines Tetraeders bilden, nehmen also die charakteristische und bestimmende Lage ein, die in den Sporenmutterzellen von *Riccia* die Kerne hatten. Der Mutterzellwand wird unterdessen eine gallertige Verdickungsschicht aufgelagert, die schließlich ¼ bis ⅓ des Zellradius einnimmt. Die Teilung des Kerns erfolgt erst nach der tetraedrischen Anordnung der Chromatophoren. Die Spindeln der zweiten Teilung stehen so aufeinander senkrecht, daß jede zwischen zwei der tetraedrisch angeordneten Chromatophoren verläuft und die vier Kerne auf diese Weise an ihrem Bestimmungsort gebildet werden. Auch in vegetativen Zellen liegt die Spindel zwischen den beiden Teilprodukten des zuerst geteilten Chromatophors. Die sehr kleinen Kernspindeln verschwinden bald, und die Scheidewände werden ohne Zusammenhang mit ihnen in Cytoplasmastrahlungen gebildet, die von Chromatophor zu Chromatophor laufen. Diese Wände reichen natürlich nur bis zur Verdickungsschicht der Mutterzellwand. Die Sporen werden dadurch allseitig von der Gallertsubstanz umgeben, daß die Scheidewände

gleich nach ihrer Bildung vergallerten und mit der Verdickungsschicht der Mutterzellwand eine einheitliche Hülle um die Sporen bilden.

Schon während der Kernteilungen erhält der Mutterzellprotoplast gegen die gallertige Substanz ihrer Membran eine für die verschiedenen Arten charakteristische Oberflächenform. Bei *A. levis* erscheint der Protoplast nur unregelmäßig berandet, während das Cytoplasma von *A. punctatus* die umgebende Substanz mit langen feinen Strahlen durchsetzt, die voneinander getrennten Sporenprotoplasten also nur eine mit Strahlen versehene Basalfläche haben. Das Exospor teilt in seiner ersten Anlage die entsprechenden Formen.

An dem Exospor lassen sich bei *Anthoceros* zwei Schichten nicht unterscheiden, und es zeigt nicht die hohe Differenzierung, die es bei den Sporen von *Riccia* hat. Bei *A. levis* besteht seine weitere Ausgestaltung ausschließlich in Dickenwachstum und Cutinisierung. Es ist auf seiner Innenseite von seiner Entstehung an glatt.

Bei *A. punctatus* erfahren die glatten Seitenflächen und die mit Stacheln versehene Basalfläche des Exospors Flächenwachstum und falten sich, so daß tiefe Mulden entstehen. Die von der Basalfläche zur Spitze der Spore verlaufenden Kanten werden durch eine große Exosporfalte gebildet, die als Leisten der Sporen auffallen. Die Mulden werden außer an den Stellen längs dieser Leisten durch ungleiches Dickenwachstum ausgeglichen, so daß das schließlich gebildete sehr dünne Endospor wie bei *A. levis* glatt verläuft. In den Leisten ist zwischen Exospor und Endospor zunächst eine Gallertmasse vorhanden, ähnlich wie im Saum der *Riccia*sporen zwischen äußerem und innerem Exospor, die resorbiert wird und Hohlräume frei läßt. Die Leisten der Sporen von *A. punctatus* würden also dem Saum der Spore von *Riccia* homolog sein. Beide können wohl als Anfang einer Einrichtung zur Verbesserung der Verbreitung durch Wind oder Wasser angesehen werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt.

Literatur.

Mc. Allister, F. (27): The pyrenoids of Anthoceros and Nototylas with special reference to their presence in spore mother cells. Amer. Journal Bot. 1927. **14,** 246—257.

Bagchee, K. (24): The spermatogenesis of Anthoceros laevis, L. Ann. of Bot. **38,** 105—111.

Beer, R. (06): On the development of spores of Riccia glauca. Ann. of Bot. **20,** 275—291.

Bischoff, G. W. (35): Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus den Gruppen der Marchantiaceen und Riccieen. Acad. Caes. Leop., Nova Acta, 1835, **17,** 909—1088.

Black, Car. A. (13): The morphology of Riccia Frostii Aust. Ann. of Bot. **27,** 511—532.

Blair, Mary Const. (26): Sporogenesis in Reboulia hemisphaerica. Bot. Gaz. **81,** 377—400.

Bolleter, E. (05): Fegatella conica, eine morphologisch-physiologische Monographie. Beih. zum Bot. Centralbl., **18,** 327—408.

Campbell, D. H. (05): Mosses and Ferns. Macmillan & Co., New York, 1905.

— — (24): A remarkable development of the sporophyte in Anthoceros fusiformis, Aust. Ann. of Bot. **38,** 473—483.

Cavers, F. (11): The inter-relationship of the Bryophyta. New Phyt. Reprint. No. **4.** 1911.

Clapp, Grace, L. (12): The life history of Aneura pinguis. Bot. Gaz. **54,** 177—190.

Mc. Cormick, F. A. (14): A study of Symphyogyna aspera. Bot. Gaz. **58,** 401—418.

Davis, B. M. (99): The spore-mother-cell of Anthoceros. Bot. Gaz. **28,** 89—109.

— — (01): Nuclear studies in Pellia. Ann. of Bot. **15,** 147—180.

Farmer, I. B. (94): Studies in Hepaticae: On Pallavicinia decipiens Mitten. Ann. of Bot. **8,** 35—52.

— — (95): Spore-Formation and Karyokinesis in Hepaticae. Ann. of Bot. **9,** 363—364.

— — (95): On spore-formation and nuclear division in Hepaticae. Ann. of Bot. **9,** 469—524.

Ferguson, Marg. C. (04): Contributions to the knowledge of the life history of Pinus.... Washington 1904.

Fitting, H. (00): Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella. Bot. Zeit. **58,** 107—164.

Frey, A. (27): Der submikroskopische Feinbau der Zellmembranen. Die Naturwissenschaften, **15,** 760—765.

Garber, I. F.: (04): The life-history of Ricciocarpus natans. Bot. Gaz. **37,** 161—177.

Goebel, K. (15): Organographie der Pflanzen. Jena 1915.

Graham, M. (13): Studies in nuclear division of Preissia commutata. Ann. of Bot. **27,** 661—679.

Haupt, A. W. (21): Embryogeny and sporogenesis in Reboulia hemisphaerica. Bot. Gaz. **71**, 447—453.

Hofmeister, W. (51): Vergleichende Untersuchungen der höheren Kryptogamen. Leipzig 1851.

— — (67): Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Humphrey, H. B. (06): The development of Fossombronia longiseta, Aust. Ann. of Bot. **20**, 83—108.

Jost, L. (13): Pflanzenphysiologie. Jena 1913.

Juel, O. (10): Über den anatomischen Bau von Riccia Bischoffii Hub. Svensk. Bot. Tidsk. **4**, 160—166.

Kienitz-Gerloff, F. (74): Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. Bot. Zeit. **32**, 161—172 und **33**, 777—782, 793—799.

Klebs, G. (86): Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner „Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut". Biolog. Zentralbl. **6**, 449—455.

Kny, L. (66): Über Bau und Entwicklung der Riccieen. Jahrb. f. wiss. Bot. **5**, 364—386.

Krabbe, G. (87): Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. **18**, 346—423.

Le Clerc du Sablon, M. (85): Recherches sur le dévelopement du sporogone des Hépatiques. Ann. Sci. Nat. Bot. VII., Sér. **2**, 126—180.

Leitgeb, H. (79): Untersuchungen über die Lebermoose. 4. die Riccieen. 1879, 1—101.

— — (84): Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

Lewis, C. E. (06): The embryology and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina. Bot. Gaz. **41**, 109—138.

Lindenbergh, I. B. W. (36): Monographie der Riccieen. Acad. Caes. Leop., Nova Acta, 1836, **18**, 361—504.

Lorbeer, G. (24): Der Chromatophor, die Chromosomenzahl und die Dehiszenzlinie des Sporogons von Anthoceros laevis, L. Ber. d. d. bot. Ges. **42**, 231—237.

Lorbeer, G. (27): Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1927. **44**, Heft 1, 1—109.

Lyon, Fl. (05): The spore coats of Selaginella. Bot. Gaz. **40**, 285—295.

Melin, E. (15): Sporogenese von Sphagnum squarrosum Pers. Svensk. Bot. Tidskr. **9**, 261—294.

Meyer, K. (11): Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. I. Entwicklungsgeschichte des Sporogons der Corsinia marchantioides Bull. Soc. Nat. Moscou. 1911, 263—286.

— — (14): Untersuchungen über den Sporophyt der Lebermoose. III. Das Sporogonium der Corsinia marchantioides Raddi. Ber. d. d. Bot. Ges. **32**, 262—266.

Mohl, v., H. (39): Über die Entwicklung der Sporen von Anthoceros laevis. Vermischte Schriften botanischen Inhalts, 84—93. Tübingen 1845.

Moore, A. C. (05): Sporogenesis in Pallavicinia. Bot. Gaz. **40**, 81—97.

Pinnick, A. A. (25): On the number of chloroplasts in the cells of the sporophyte of Anthoceros laevis. Bull. Torrey Bot. Club. **52**, 515—518.

Reinhardt, M. O. (92): Das Wachstum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. **23**, 479—566.

Schacht, H. (50): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Frucht und Spore von Anthoceros laevis. Bot. Zeit. **8**, 457—469, 473—482, 489 bis 496.

Scherrer, A. (15): Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros. Flora, **107**, 1—57.

Schimper, A. F. W. (85): Untersuchungen über Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot. **16**, 1—247.

Scott, D. H. (09): Studies in fossil Botany. London 1909.

Strasburger, E. (76): Zellbildung und Zellteilung. 1876.

— — (82): Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

— — (88): Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena 1888.

— — (89): Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.

— — (98): Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. **31**, 511—598.

Schwendener, S. und Krabbe, G. (93): Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. **25**, 323—369.

Wilson, M. (09): On spore-formation and nuclear division in Mnium hornum. Ann. of Bot. **23**, 141—157.

Wisselingh, C. van (25): Die Zellmembran. Handb. d. Pfl.-Anatomie. I. Abt. 1. Teil, Bd. III/2. 1924.

Lebenslauf.

Ich, Richmut Wentzel, wurde am 9. August 1901 als Tochter des Landesbankdirektors Josef Wentzel und seiner Ehefrau Anna, geb. Joesten, in Düsseldorf geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit.

In Düsseldorf besuchte ich seit Ostern 1915 die Studienanstalt der städtischen Luisenschule und bestand dort Ostern 1921 das Abiturientenexamen. Anschließend besuchte ich die Universitäten Münster und Jena und setzte danach drei Semester im Studium aus. Ostern 1924 begann ich es wieder in München und studierte Physik und Mathematik. Von da aus ging ich nach Freiburg, wo ich mit dem Studium der Biologie anfing. Seit Herbst 1925 studiere ich in Marburg und arbeite seit Ostern 1927 unter Leitung von Herrn Professor Dr. P. Clausen an meiner Doktorarbeit über „Die Tetradenbildung bei Riccia glauca L. und bei Anthoceros levis L. und punctatus L. mit besonderer Berücksichtigung der Membranentstehung".

Das Rigorosum bestand ich am 13. Februar 1929.

Riccia glauca L.

Vergrößerung von Fig. 1: 370 fach; Fig. 2—26: 670 fach
In den Abbildungen bedeutet:

C_1, C_2 die beiden Schichten der Calyptra,
W Wandzellen,
Sp. m. Sporenmutterzellen,
G Gallerte,
S Scheidewand,
Sm Saum,
a. Ex. äußeres Exospor,
i. Ex. inneres Exospor,
Sp. w. Spezialmutterzellwand,
End. Endospor,
Chr. Chromatophor bzw. die in ihm enthaltene Stärke.

Fig. 1

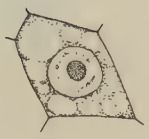


Fig. 2

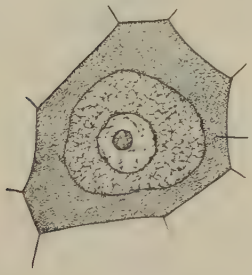


Fig. 3

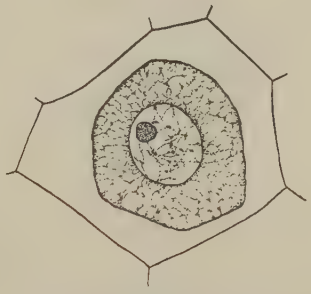
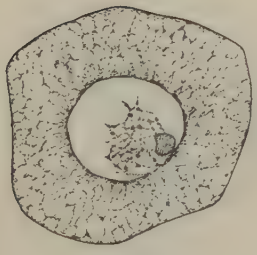


Fig. 4



Eig. 5

Fig. 6

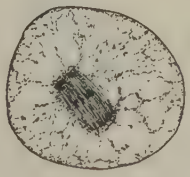


Fig. 7

Fig. 1. Teil eines jungen Sporogons mit zweischichtiger Calyptra (C_1, C_2).

Fig. 2. Sporenmutterzelle.

Fig. 3. Sporenmutterzelle mit gallertiger Verdickung der Mittellamellen des sporogenen Gewebes, Protoplast abgerundet.

Fig. 4. Kern der Sporenmutterzelle in Vorbereitung zur Teilung.

Fig. 5. Synapsisähnliches Stadium des Kerns.

Fig. 6. Synapsis.

Fig. 7. Spindel der ersten Kernteilung.

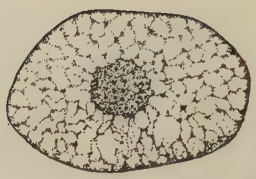


Fig. 8

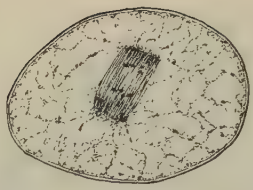


Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

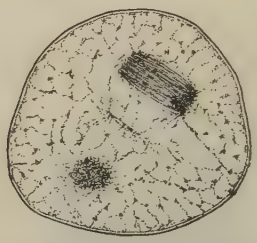


Fig. 12

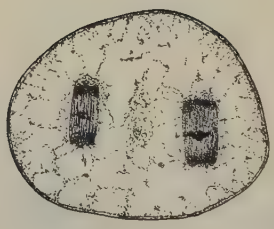


Fig. 13

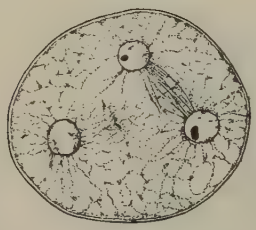


Fig. 14

Fig. 8. Polaransicht eines in der Anaphase befindlichen Kerns mit acht Chromosomen.

Fig. 9. Die Chromosomen wandern zu den Polen.

Fig. 10. Bildung der Tochterkerne und einer Zellplatte.

Fig. 11. Tochterkerne mit Nucleoli, Zellplatte rückgebildet.

Fig. 12. Zweite Kernteilung mit Polansicht der einen Spindel und Seitenansicht der andern.

Fig. 13. Parallele Spindeln der zweiten Teilung.

Fig. 14. Kerne der zweiten Kernteilung.

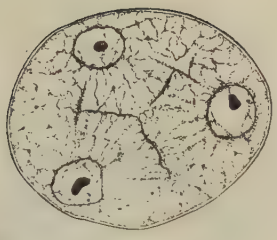


Fig. 15

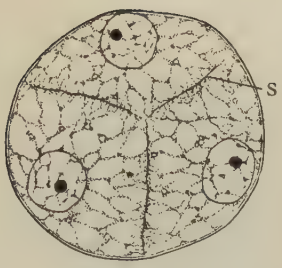


Fig. 16

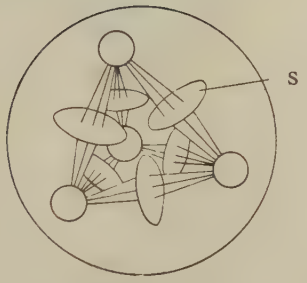


Fig. 17a

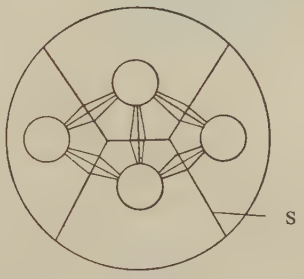


Fig. 17b

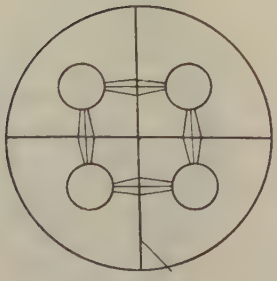


Fig. 17c

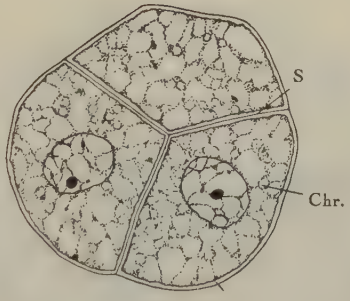


Fig. 18

Fig. 15. Die in Rückbildung begriffenen Spindeln zwischen den Kernen mit Zellplatten.

Fig. 16. Scheidewände fast bis zur Peripherie und zum Mittelpunkt der Mutterzelle gewachsen.

Fig. 17a. Schematische Figur von dem Verlauf der Spindeln zwischen den tetraedrisch angeordneten Kernen und von der Lage der Zellplatten.

Fig. 17b. Schematische Figur: Die vier Kerne der Tetradenteilung liegen in einer Ebene, und zwar auf den Eckpunkten eines Rhombus. Fünf Spindeln.

Fig. 17c. Schematische Figur: Die vier Kerne liegen auf den Eckpunkten eines Quadrates, vier Spindeln.

Fig. 18. Verdickung der Scheidewände und der Mutterzellwand.

Fig. 19

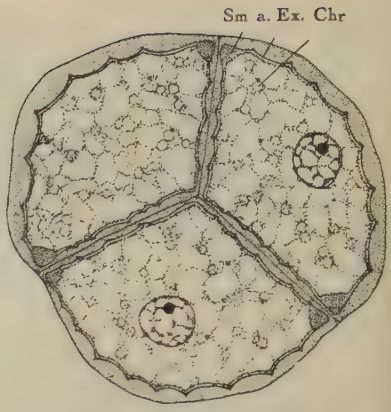


Fig. 20

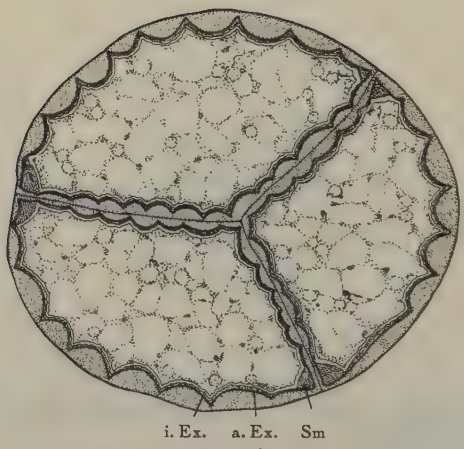


Fig. 21

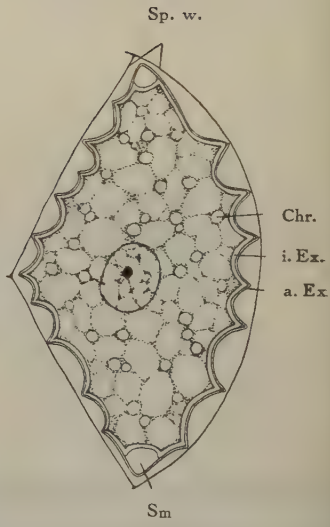


Fig. 22

Fig. 19. Wulstige Oberfläche der gallertigen Verdickungsschicht.
Fig. 20. Äußeres Exospor a. Ex. angelegt, Bildung des Saums Sm.
Fig. 21. Inneres Exospor i. Ex. angelegt.
Fig. 22. Einzelne Spore von den Spezialmutterzellwänden Sp. w. umgeben. Gallerte des Saums nicht mehr vorhanden.

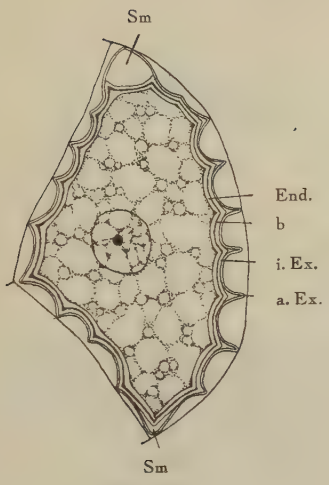


Fig. 23

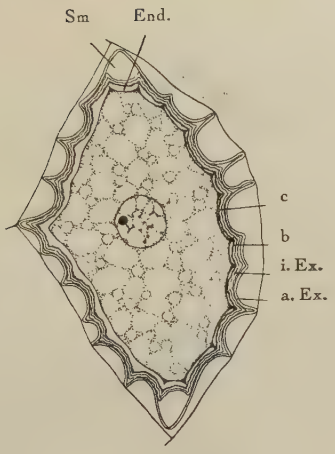


Fig. 24

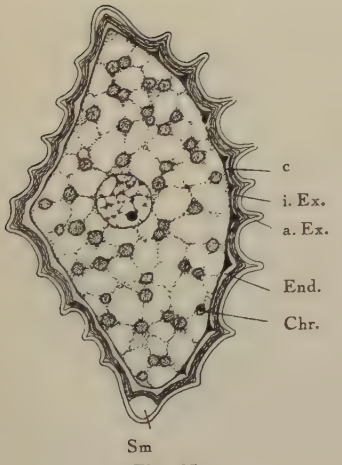


Fig. 25

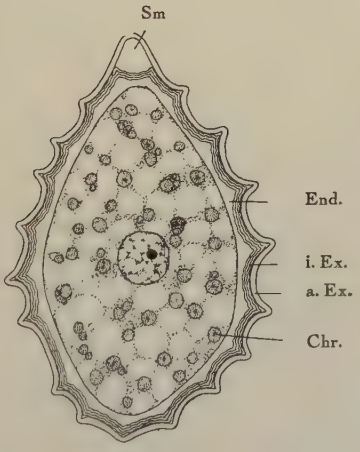


Fig. 26

Fig. 23. Endospor angelegt (End.). Zwischen Endospor und innerem Exospor die Zone b. Zu beachten die verschiedene Größe des Saums dieser Spore an den beiden Schnittstellen.

Fig. 24. Das innere Exospor hat mehrere gewellte Lamellen. Dunkle Zone c vorhanden.

Fig. 25. Äußeres Exospor ist dicker geworden, das innere Exospor zeigt eine größere Lamellenzahl. Zone b nicht mehr vorhanden.

Fig. 26. Reife Spore mit gebräuntem Exospor. Zone b und c verschwunden.

Fig. 27a

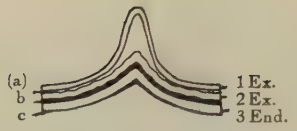


Fig. 27b

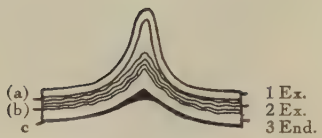


Fig. 27c

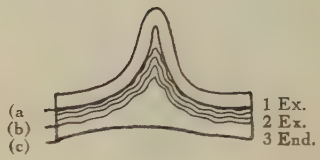


Fig. 27d

Fig. 27a—c. Schematische Bilder von der Entstehung der Sporenhäute. (a), (b), (c) bedeutet: a, b oder c nicht mehr vorhanden.

Anthoceros levis L. und punctatus L.

Vergrößerung von Fig. 1: 420 fach; Fig. 24, 25, 32, 36, 37: 570 fach; Fig. 3, 4: 670 fach; der übrigen Figuren: 1250 fach.

In den Abbildungen bedeutet:

Ar. Archesporzellen
Co. Columellazellen,
Wa. Wandzellen,
Chr. Chromatophor,
Sp. m. z. Sporenmutterzelle,
El. Elatere,
Py. Pyrenoidkorn,
M. w. Sporenmutterzellwand,
G Gallerte,
S Scheidewand,
St. Stärkekorn,
Ex. Exospor,
End. Endospor,
L Leiste,
O Öl,
Fig. 1—30: A. levis L.,
Fig. 31—44: A. punctatus L.

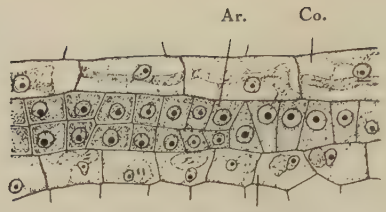


Fig. 1.

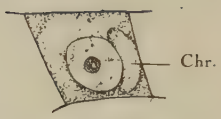


Fig. 2.

Fig. 3

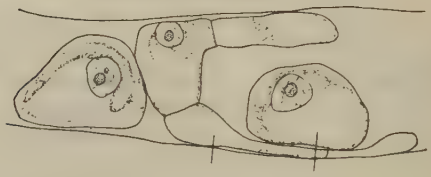


Fig. 4

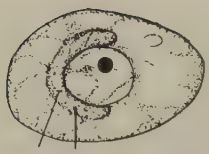


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 1. Teil eines Schnittes durch ein Sporogon mit Archespor (Ar), Columella (Co), Wandzellen (Wa).

Fig. 2. Archesporzelle.

Fig. 3. Lösung der Mittellamellen des Archesporgewebes in den Kanten.

Fig. 4. Sporenmutterzellen Sp. m. z. von den mehrzelligen Elateren El. isoliert.

Fig. 5. Junge Sporenmutterzelle, die abgerundet ist.

Fig. 6. Etwas ältere Sp. m. z., in der der Chromatophor der ersten Durchschnürung nahe ist.

Fig. 7.

Fig. 8.

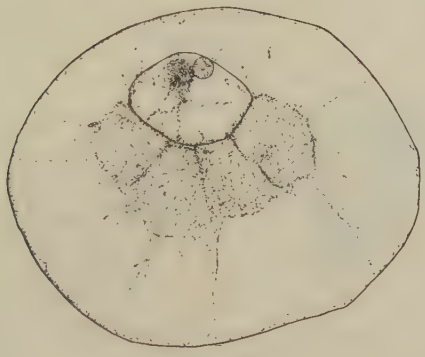


Fig. 9.

Fig. 10.

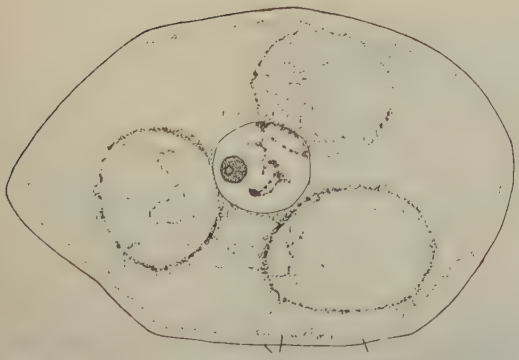


Fig. 11. M. w. G

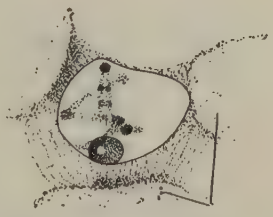


Fig. 12. Chr.

Fig. 7. Sp. m. z. mit zwei Chromatophoren.

Fig. 8. Die beiden Chromatophoren zeigen eine Einschnürung, die zur zweiten Teilung führt. Kern in synapsisähnlichem Stadium.

Fig. 9. Um den Kern liegen die vier neugebildeten Chromatophoren.

Fig. 10. Kern mit Chromatinschleifen

Fig. 11. Drei von den tetraedrisch angeordneten Chromatophoren, in deren Mitte der Kern liegt. Im Kern hat sich das Chromatin an einigen Stellen gesammelt.

Fig. 12. Der Kern ist von dichten Cytoplasmastrahlen umhüllt, die zwischen den Chromatophoren verlaufen.

Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 16 Fig. 17. Fig. 18.

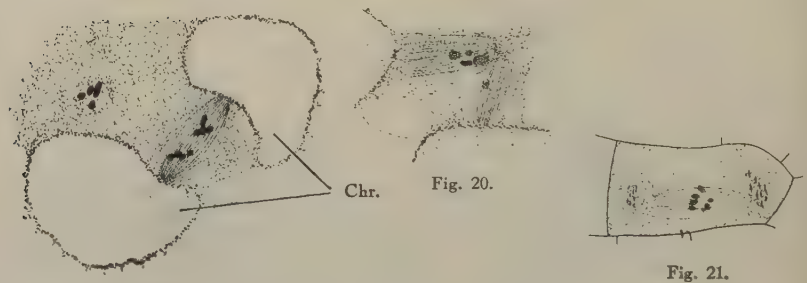


Fig 19. Fig. 20. Fig. 21.

Fig. 13. Kernwandung der Auflösung nahe, Chromatin in der Nähe des Nucleolus zusammengeballt.

Fig. 14. Kernwandung aufgelöst, Nucleolus und vier Gemini.

Fig. 15. Erste Kernspindel.

Fig. 16. Polansicht einer Äquatorialplatte.

Fig. 17. Chromosomen an den Polen.

Fig. 18. Tochterkerne mit neugebildeten Nucleoli.

Fig. 19. Zweite Kernteilung mit Polansicht einer Spindel und Seitenansicht der andern. Jede Spindel verläuft zwischen zwei Chromatophoren.

Fig. 20. Zwei nahe beieinander gebildete Spindeln der zweiten Kernteilung.

Fig. 21. Teilung einer vegetativen Zelle, bei der ebenfalls die Pole der Kernspindel an den zuerst geteilten Chromatophoren liegen.

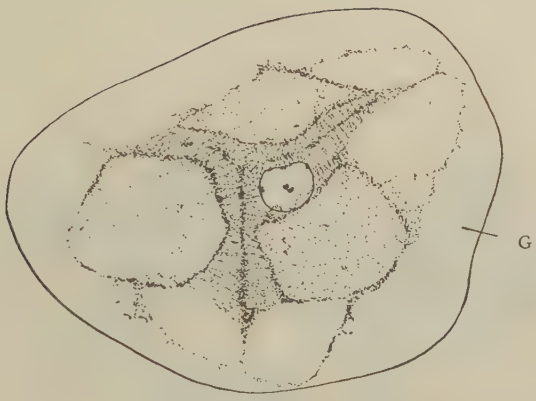


Fig. 22.

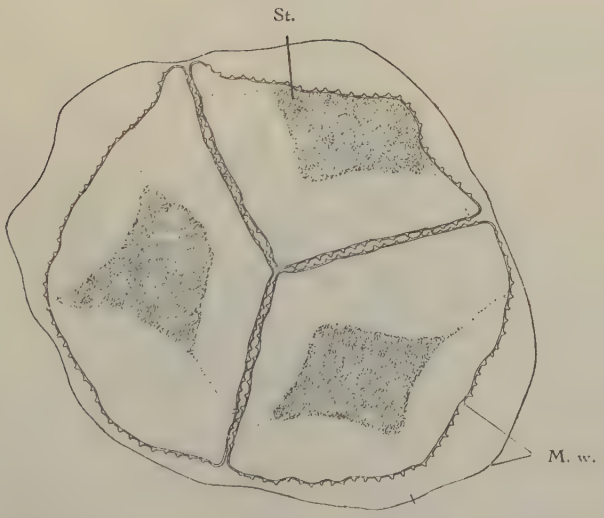


Fig. 23.

Fig. 22. Bildung der Scheidewände in den zwischen den Chromatophoren verlaufenden Plasmastrahlungen.

Fig. 23. Tetrade von jungen Sporen, die je eine mit Zacken versehene Membran, das neu angelegte Exospor, besitzen.

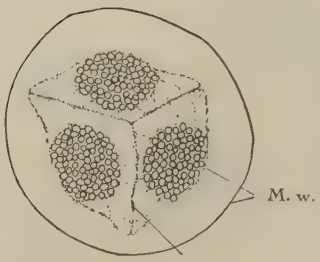


Fig. 24

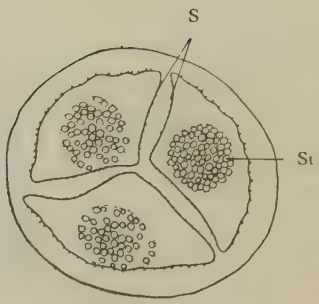


Fig. 25

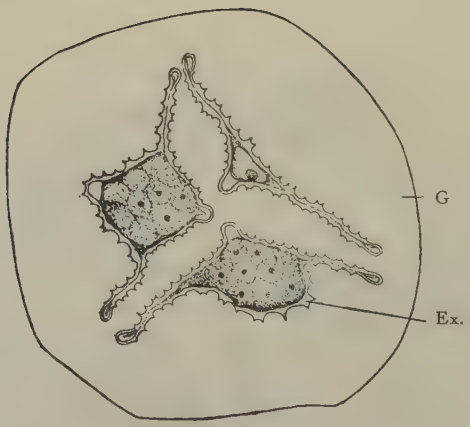


Fig. 26.

Fig. 24. Abbildung einer lebenden Zelle, in der die Scheidewände gebildet sind.

Fig. 25. Abbildung einer lebenden Tetrade von jungen Sporen mit je einem angelegten Exospor.

Fig. 26. Tetrade mit geschrumpften Sporen. Das Exospor ist dicker geworden.

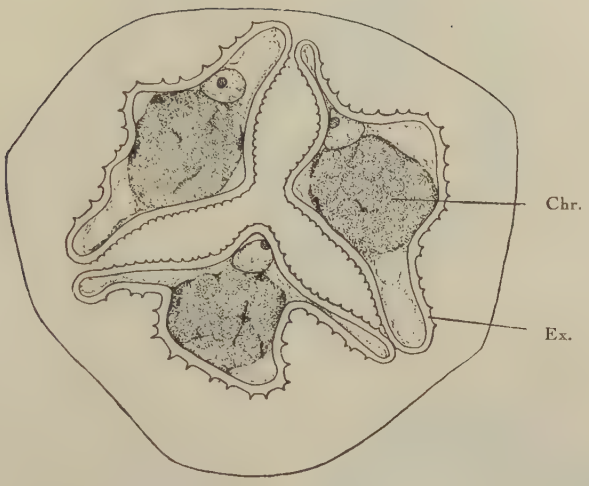


Fig. 27.

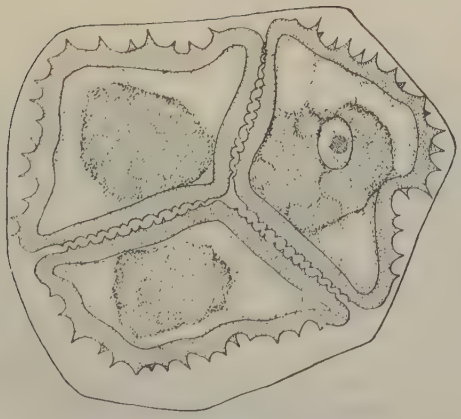


Fig. 28.

Fig. 27. Ältere Tetrade.

Fig. 29.

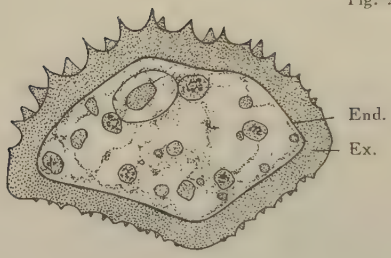


Fig. 30.

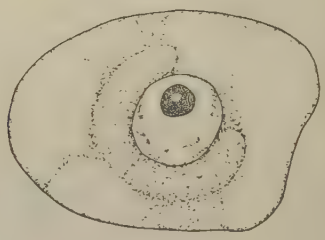


Fig. 31.

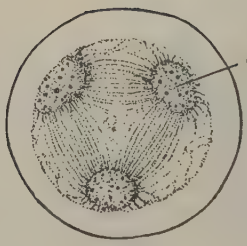


Fig. 32.

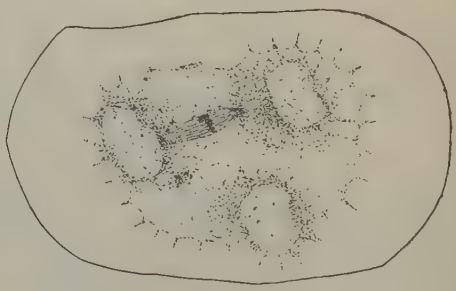


Fig. 33.

Fig. 28, 29, Reifere Tetraden mit dickem, einheitlich erscheinendem, cutinisiertem, goldgelbem Exospor der Sporen.

Fig. 30. Reife Spore.

Fig. 31. Junge Sporenmutterzelle.

Fig. 32. Abbildung einer lebenden Sporenmutterzelle mit Plasmastrahlungen, die zwischen den tetraedrisch angeordneten Chromatophoren verlaufen.

Fig. 33. Zweite Kernteilung. Das Cytoplasma zeigt gegen die angrenzende Gallerte eine mit Strahlen versehene Oberfläche.

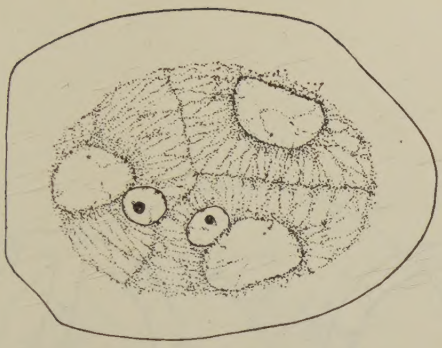


Fig. 34.

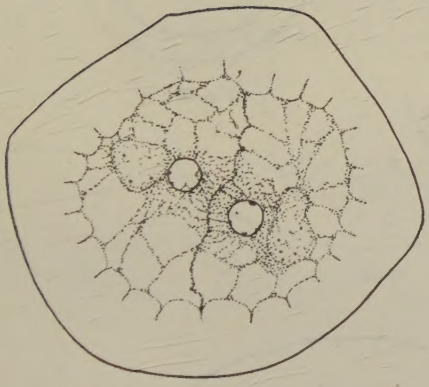


Fig. 35.

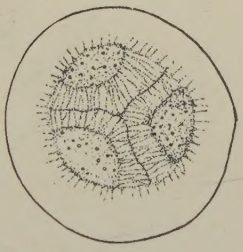


Fig. 36.

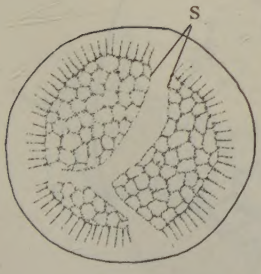


Fig. 37.

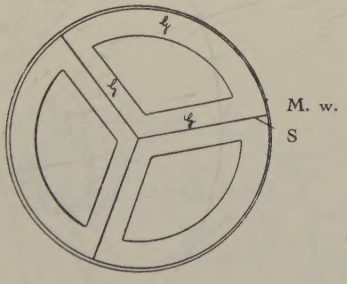


Fig. 38a.

Fig. 34. Scheidewandbildung.
Fig. 35. Etwas älteres Stadium der Scheidewandbildung.
Fig. 36. Abbildung einer lebenden Zelle: Scheidewand gebildet.
Fig. 37. Vergallertung der Scheidewand.
Fig. 38a. Schema der Teilung der Sporenmutterzelle von Riccia und der Ausbildung von gallertigen Verdickungsschichten.

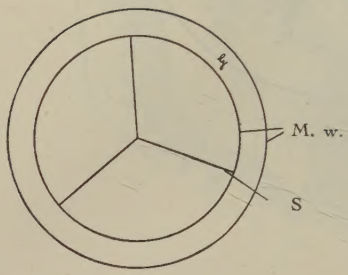


Fig. 38 b

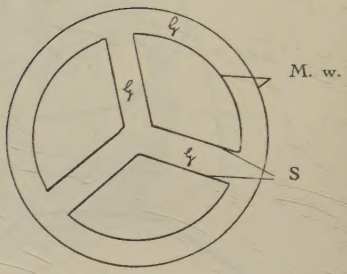


Fig. 38 c

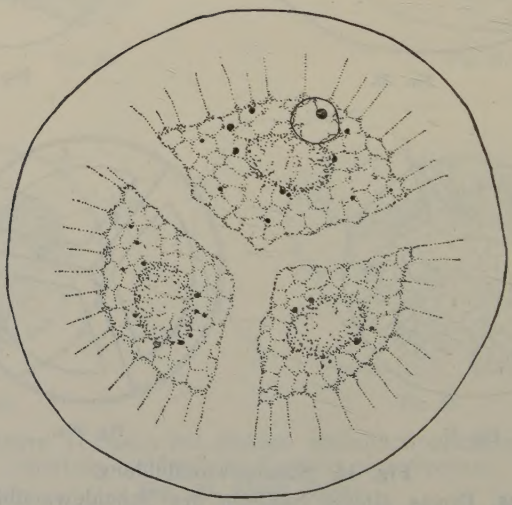


Fig. 39.

Fig. 38b, c. Dasselbe wie 38a für Anthoceros.

Fig. 39. Vergallertung der Scheidewände. Öltropfen wiedergegeben.

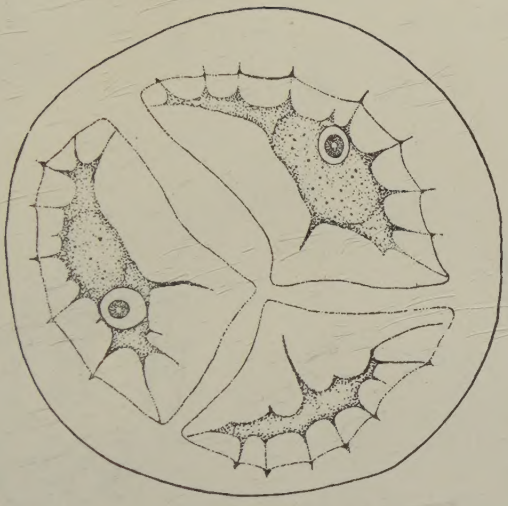


Fig. 40.

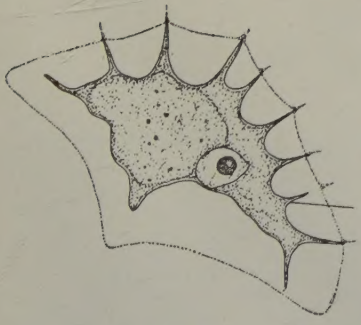


Fig. 41.

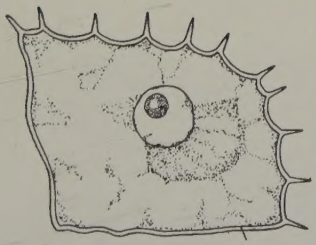


Fig. 42.

Fig. 40. Tetrade mit stark geschrumpften Sporenprotoplasten.

Fig. 41. Spore mit dünnem Exospor.

Fig. 42. Gut fixierte Spore mit deutlich hervortretendem Exospor.

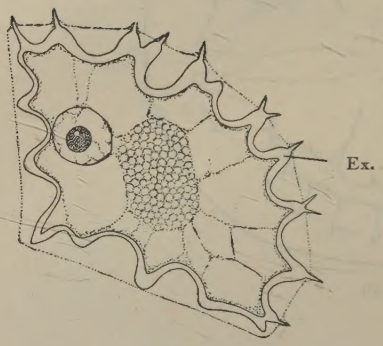


Fig. 43

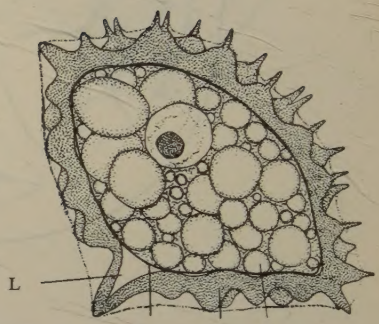


Fig. 44

Fig. 43. Das Exospor hat sich in Falten gelegt.
Fig. 44. Reife Spore mit Exospor und dünnem Endospor mit Öl gefüllt.